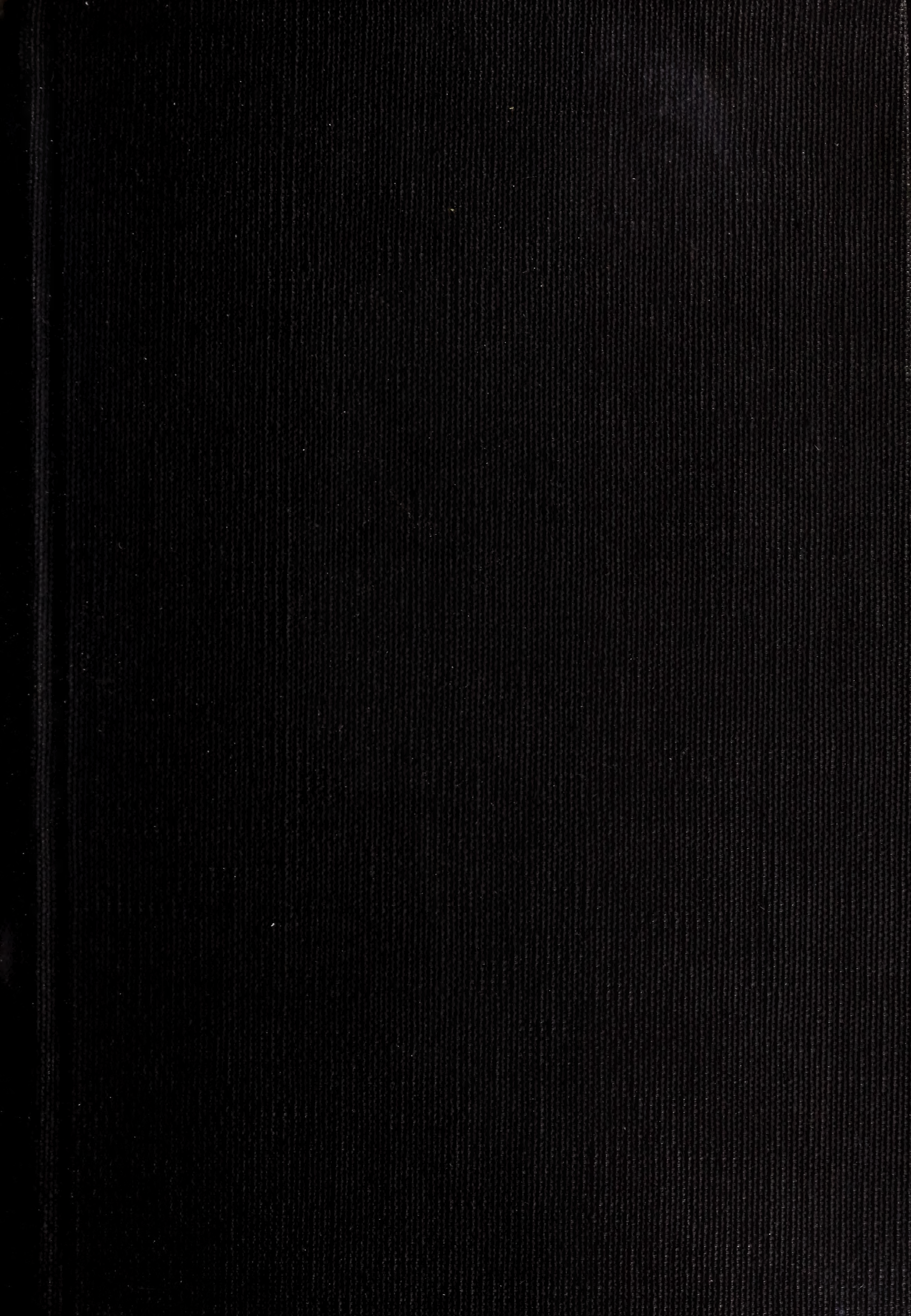


Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg — Professor a. d. Universität zu Göttingen

Achtundsechzigster Band

Mit 42 Tafeln und 22 Figuren im Text

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1900.



Inhalt des achtundsechzigsten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben den 14. August 1900.

Zweites Heft.

Ausgegeben den 16. Oktober 1900.

Drittes Heft.

Ausgegeben den 2. November 1900.

Seite

Viertes Heft.

Ausgegeben am 4. December 1900.

Neue und wenig bekannte rhabdocöle Turbellarien.

Von

Dr. Adolf Dörler

Demonstrator am zoolog.-zootomischen Institute in Graz.

Mit Tafel I—III und 3 Figuren im Text.

Die sechs im Nachstehenden beschriebenen Turbellarien-Species sind theils neu, theils nur wenig bekannt. Unter ihnen finden sich zwei freilebende Formen *Mesostoma cuénoti* n. sp. und *Schultzia adriatica* n. sp., vier leben parasitisch und vertheilen sich auf die von mir neu aufgestellten Vorticiden-Genera *Genostoma*, *Urastoma* und *Collastoma*. Der ersteren Gattung gehören zwei auf Nebalia lebende, zuerst von Repiachoff[1] beschriebene aber nicht benannte Arten an, die späterhin von Calandruccio[2] unter den Namen *Hypotrichina tergestina* und *marsiliensis* in das von diesem Autor aufgestellte Genus *Hypotrichina* einbezogen worden sind. Mit Rücksicht auf die großen Unterschiede im anatomischen Bau gegenüber den beiden anderen Angehörigen des Genus *Hypotrichina*, kann ich mich dem Vorgehen Calandruccio's nicht anschließen und habe für sie die oben genannte Gattung *Genostoma* aufgestellt.

Der Gattung *Urastoma* gehört ein in der Mantelhöhle von *Mytilus edulis* lebender Parasit, dem Genus *Collastoma* ein im Darme von *Phascolosoma vulgare* schmarotzendes Turbellar an.

Nach den, dem konservirten Materiale beigegebenen Angaben ist dasselbe in Sublimat fixirt und in der gewöhnlichen Weise in Alko-

[1] W. Repiachoff, Über eine neue an Nebalien lebende Turbellarie. Zool. Anz., 7. Jahrg., Leipzig 1884, p. 717 und derselbe: Noch eine an Nebalien lebende Turbellarie. Zool. Anz. 11. Jahrg. Leipzig 1888. p. 141.

[2] S. Calandruccio, Anatomia e sistematica di due specie nuove di Turbellarie. Atti dell' Accademia Gioenia di Sc. nat. in Catania. Vol. X. Catania 1897. p. 16.

hol weiter behandelt worden. Von mir wurde das Objekt meist in EHRLICH'schem Hämatoxylin durchgefärbt, in Paraffin geschnitten und die Schnitte einer Behandlung mit Eosin unterzogen. Recht schöne Resultate ergab auch die Behandlung nach der VAN GIESON'schen Methode. Weniger günstige Färbungen erzielte ich mit Pikrokarmin.

Um bei *Schultzia adriatica* instruktive Bilder des gesammten Kopulationsapparates zu gewinnen, hellte ich die Thiere in Xylol auf und zerklopfte sie alsdann unter dem Deckglase, wodurch es möglich wurde, das Kopulationsorgan zu isoliren.

Die Nebalien-Parasiten studirte ich hauptsächlich in lebendem Zustande, doch stand mir auch eine Schnittserie von *Genostoma tergestinum* zur Verfügung, mit Hilfe deren die am lebenden Objekte erhaltenen Befunde kontrollirt, bezw. erweitert werden konnten.

Übrigens war es mir mit Rücksicht darauf, dass ich nicht von allen Arten eine genügende Zahl von Individuen erlangen konnte, nicht möglich, eine gleichmäßig eingehende Bearbeitung der verschiedenen Formen vorzunehmen, woraus die Lücken, welche sich bei der Besprechung der einzelnen Arten bemerklich machen, zu erklären sind.

Bevor ich zur speciellen Beschreibung der einzelnen Thiere übergehe, erlaube ich mir, meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Hofrath Prof. Dr. v. GRAFF und Herrn Prof. Dr. BÖHMIG, unter deren Leitung und Mithilfe ich die nachstehende Arbeit im k. k. zoologischen Institute der Universität zu Graz ausführte, für die gehabte Mühe meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Familie Mesostomida Dug.

Genus Mesostoma Dug.

Mesostoma cuénoti n. sp.

(Taf. I, Fig. 1—6, Textfig. 1.)

Die im Nachstehenden beschriebene Form, welche Herr Prof. Dr. BÖHMIG in einem Bassin des hiesigen botanischen Gartens vorgefunden hatte, ähnelt in auffallender Weise dem *Mesostoma lanceola* Braun[1], doch ergaben sich genügende Unterschiede, um die Aufstellung einer neuen Art berechtigt erscheinen zu lassen.

Da während der Monate Juni und Juli *Mesostoma cuénoti* an dem

---

[1] M. BRAUN, Die rhabdocölen Turbellarien Livlands. Dorpat 1885. p. 59 bis 61. (Separatabdruck aus dem Archiv für die Naturkunde Liv-, Ehst- und Kurlands. Ser. 2. Bd. X. Lfg. 8.

besagten Fundorte in erheblicher Individuenzahl auftrat, konnte eine genauere Untersuchung dieser Form vorgenommen werden.

Die Länge der Thiere beträgt in ausgestrecktem Zustande höchstens 3 mm (*Mesostoma lanceola* nur 1,5—2 mm), die größte Breite 0,4 mm. Diese erreicht es in der Gegend des Pharynx, welcher in der ersten Hälfte des zweiten Körperdrittels, nahe der Körpermitte gelegen ist. Von hier nimmt der Durchmesser nach vorn nur wenig und sehr allmählich in erheblicherem Maße gegen das Hinterende ab. Das Vorderende erscheint daher sehr stumpf, das Hinterende scharf zugespitzt (Taf. I, Fig. 1).

Die Farbe des Thieres schwankt zwischen schmutziggrün und grünlichgelb und hängt wenigstens zum Theil von der aufgenommenen Nahrung ab. Nur das Vorderende ist stets farblos und durchscheinend.

Augen fehlen wie bei *Mesostoma lanceola*.

Braun[1] fand in einigen Exemplaren von *Mesostoma lanceola* Zoochlorellen, die ich bei unserer Form vermisste. Bei manchen Exemplaren waren dagegen an der Grenze zwischen dem Darme und dem durchsichtigen Vorderende unregelmäßig gestaltete, dunkelrothe Pigmentflecke zu erkennen, bezüglich welcher ich nicht eruiren konnte, ob sie dem Darme oder Mesenchym angehörten.

Die Zellen des, wie gewöhnlich einschichtigen Körperepithels weisen ganz ähnliche Verhältnisse auf, wie sie speciell von Böhmig[2] für die alloiocölen Turbellarien beschrieben worden sind. Wir sehen nämlich auch hier eine deutliche Streifung des Plasmas parallel der Höhenachse, doch wäre zu bemerken, dass die erwähnte Streifung nicht bis zur Basalmembran reicht, wie dies von Böhmig an seinen Objekten konstatirt wurde, sondern ein schmaler, heller Saum an der Basis der Zelle vorhanden ist, welcher durchaus homogen zu sein scheint.

Die großen, ovalen mit wohlfärbbarem Kerngerüste ausgestatteten Kerne, deren Durchmesser ca. 7,7 bezw. 3,6 μ betragen, enthalten einen kugeligen Nucleolus, welcher fast stets von einem, wahrscheinlich auf eine Schrumpfungserscheinung zurückführbaren hellen Hofe umgeben war, wie er übrigens auf Schnittpräparaten, sehr oft auch bei den anderen von mir untersuchten Turbellarienarten zu erkennen war.

---

[1] l. c. p. 59.

[2] L. Böhmig, Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien. II. *Plagiostomina* und *Cylindrostomina* Graff. Diese Zeitschr. Bd. LI. Leipzig 1890. p. 183.

Nicht selten fand ich Zellen mit zwei Kernen, andere umschlossen einen biskuitförmigen Nucleus, welcher zwei Kernkörperchen enthielt. Daraus, sowie aus dem Umstande, dass ich auch bei nicht geschlechtsreifen Individuen karyokinetische Figuren vollkommen vermisste, dürfte hervorgehen, dass eine amitotische Theilung des Kernes in den Epithelzellen statt hat.

An manchen Präparaten fanden sich in der Umgebung der Zellkerne Körnchen, die sich in Hämatoxylin blau färbten, über deren Bedeutung bezw. Herkunft ich jedoch nichts Näheres eruiren konnte.

Der schwache, durch eine dünne Basalmembran vom Epithel getrennte Hautmuskelschlauch besteht aus einer äußeren Ring- und inneren Längsfaserschicht.

Die Hautdrüsen finden wir ausschließlich auf das Vorderende des Körpers beschränkt, es sind deren zwei Arten zu unterscheiden: Stäbchendrüsen und Schleimdrüsen. Die ersteren liegen zu beiden Seiten des Körpers hinter dem Gehirn, der Ventralseite genähert; sie sind von birnförmiger Gestalt und von einem fein granulirten Plasma erfüllt, das sich in Hämatoxylin-Eosin hellviolett tingirt. Nur in der dem Ausführungsgange zugewandten Partie der Drüsen liegen die Rhabditen, während der hintere Theil der Zelle den ovalen ca. 9,8 μ langen Kern enthält, aber weder ausgebildete noch in Bildung begriffene Stäbchen führt. Die Ausführungsgänge der Stäbchendrüsen vereinigen sich zu zwei mächtigen, zu beiden Seiten des Gehirns nach dem Vorderende verlaufenden Stäbchenstraßen, welche sich jedoch wieder in eine Anzahl von Ästen auflösen und auf zwei breiten, rechts und links vom vorderen Körperende gelegenen Feldern münden.

Die schlanken, spindelförmigen Rhabditen haben eine Länge von durchschnittlich 14 μ, und färben sich in Eosin intensiv roth.

Theils zwischen den Stäbchendrüsen, theils dorsal von denselben liegen die etwas unregelmäßig gestalteten, oft gelappten Schleimdrüsen. In der Mitte der Drüsenzellen findet sich der große, etwa 10 μ lange und 8,5 μ breite Kern, welcher einen kugeligen Nucleolus von ca. 4,8 μ Durchmesser enthält. Ihr Sekret färbt sich in Hämatoxylin dunkelblau. Die Ausführungsgänge münden meist genau am vorderen Körperpole nach außen und nur wenige Ausmündungsstellen sind am Kopfabschnitte des Thieres zerstreut.

Das ventral gelegene Gehirn ist in Gestalt und Bau demjenigen von *Mesostoma ehrenbergi*[1] sehr ähnlich, in so fern die beiden Gehirn-

---

[1] L. v. Graff, Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. Leipzig 1882. p. 110.

ganglien in ganzer Breite mit einander verwachsen erscheinen, und sich die Zweitheilung nur darin ausprägt, dass die Hauptmasse der Ganglienzellen in zwei seitlichen Partien gruppirt erscheint.

An der Dorsalseite des Gehirns entspringen zwei Nervenpaare, eben so zu beiden Seiten desselben. An der Ventralseite verlassen das Gehirn nur die beiden Längsnervenstämme, welche kurz nach ihrem Austritte aus dem Ganglion durch eine bogenförmige Kommissur mit einander verbunden sind. Ähnliche, jedoch erst hinter dem Pharynx verlaufende Kommissuren fanden sich nach v. GRAFF bei *Mesostoma ehrenbergi*[1] und nach BRAUN[2] bei *Mesostoma punctatum*.

Der Mund (Taf. I, Fig. 2 *o*) führt in die Pharyngealtasche, welche, wie bei den anderen Mesostomiden, durch eine Falte in zwei über einander liegende Abschnitte, einen kleineren ventralen (*eb*) und einen größeren, dorsalen getheilt wird. Der erstere nimmt, so viel ich eruiren konnte, die beiden Exkretionskanäle auf.

Das die Pharyngealtasche auskleidende Epithel ist wimperlos, wie ich im Gegensatze zu den durch v. GRAFF bei *Mesostoma ehrenbergi*[3] geschilderten Verhältnissen hervorheben möchte.

Der Pharynx ist wie gewöhnlich von annähernd kugelförmiger Gestalt, mit einem Durchmesser von 40 bis 50 μ und stellt einen typischen Pharynx rosulatus dar (Taf. I, Fig. 2). Die äußere Fläche des Pharynx ist, so weit sie in die Schlundtasche hineinragt, von einem schmalen, kernlosen Wimperepithel (*we*) bedeckt, wobei jedoch zu bemerken ist, dass die Wimperhärchen, wie auch aus der Figur hervorgeht, nicht ganz bis an den Pharynxmund hinreichen. Das Epithel des Pharynxlumens (*ep*) ist gleichfalls kernlos, entbehrt der Cilien und erscheint im Allgemeinen sehr schmal. Nahe dem Pharynxmunde gewinnt es jedoch bedeutend an Höhe und bildet eine Art Ringwulst. Möglicherweise liegen hier ähnliche Verhältnisse vor, wie sie JANDER[4] für den Tricladen-Pharynx beschrieben hat.

Die Muskeln sind in fünf Schichten angeordnet: 1) eine äußere Längsmuskelschicht (*alm*), 2) eine äußere Ringmuskelschicht (*arm*), 3) eine Radiärmuskelschicht (*rdm*), 4) eine innere Längsmuskelschicht (*ilm*) und 5) eine innere Ringfaserschicht (*irm*). Die Radiärmuskeln erscheinen sehr schwach entwickelt. Am kräftigsten sind die inneren Ringmuskeln nächst dem Pharynxmunde und Darmmunde zur Entwick-

[1] l. c. p. 111. [2] l. c. p. 50. [3] l. c. p. 81.

[4] R. JANDER, Die Epithelverhältnisse des Tricladen-Pharynx. Zool. Jahrbücher. Abtheil. für Anatomie und Ontogenie. Bd. X. 2. Heft. p. 157—198. Jena 1897.

lung gelangt und bilden hier zwei starke Sphinkteren, deren jeder aus etwa 10 bis 12 von einander getrennten, im Querschnitte elliptischen Fasern besteht. Die innere Längsmuskelschicht trennt sich im unteren Theile des Pharynx, nämlich an der Stelle, wo der untere Sphinkter beginnt, von den Ringmuskeln und verläuft gesondert bis zur Ausmündung des Pharynxlumens. Die Drüsen (*dr*) gelangen besonders im obersten Theile des Schlundes zu mächtiger Entfaltung. Ihre Ausführungsgänge münden, wie bei *Mesostoma segne*[1], vor dem unteren Sphinkter in das Pharynxlumen, während bei *Mesostoma ehrenbergi* die Mündungsstellen viel höher liegen[2]. Mit Rücksicht auf die Farbenreaktion, welche das Sekret bei Doppelfärbung mit Hämatoxylin-Eosin ergiebt, können wir schließen, dass die in dem Pharynx vorhandenen Drüsen zum Theil Schleimdrüsen sind, bei welchen sich das Sekret intensiv blau färbt, zum Theil Speicheldrüsen, deren Sekret sich roth färbt. Mittels einer ähnlichen Farbenreaktion führte JANDER[3] die Unterscheidung der Speichel- und Schleimdrüsen am Tricladen-Pharynx durch.

Bezüglich des Darmes habe ich dem, was v. GRAFF[4] in seiner Monographie sagt, nichts hinzuzufügen. Ich will nur hervorheben, dass bei geschlechtsreifen Thieren theils in Folge der Einengung durch den mächtig entfalteten Geschlechtsapparat, theils auch in Folge der bedeutenden Größe der Darmzellen, verursacht durch reichliche Nahrungsaufnahme, ein Darmlumen nicht zu erkennen war.

In der Umgebung des Darmmundes bemerkte ich einzellige Drüsen, deren Sekret sich bei Hämatoxylin-Eosin-Tinktion leicht violett färbte, ihre Ausführungsgänge münden in den Anfangstheil des Darmes.

Die Exkretionsorgane (Textfig. 1) zeigen ungefähr dieselbe Konfiguration wie bei *Mesostoma ehrenbergi*[5].

Die beiden querverlaufenden Endkanäle (*e*), welche ähnlich wie bei *Mesostoma viridatum*, *productum* und *Bothromesostoma personatum*[6] vor ihrer Einmündung in den Wassergefäßbecher (*eb*) kugelig angeschwollen sind, gabeln sich in einen vorderen und hinteren Hauptast. Der vordere Hauptast (*ev*) biegt in der Nähe des vorderen Körper-

---

[1] O. FUHRMANN, Die Turbellarien der Umgebung von Basel. Genève 1894. Extrait de la Revue suisse de zoologie. Tome II. 1894. p. 248.

[2] L. v. GRAFF, Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. Taf. V, Fig. 6.

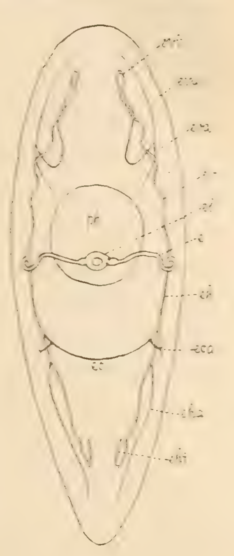
[3] l. c. p. 169.

[4] l. c. p. 91 ff.

[5] L. v. GRAFF, l. c. p. 105.

[6] E. SEKERA, Einige Bemerkungen über das Wassergefäßsystem der Mesostomiden. in: Zool. Anz. 15. Jahrg. Leipzig 1892. p. 387—388.

poles nach hinten um *evi*, und theilt sich nach Umschlingung des noch nach vorn verlaufenden Theiles des Hauptastes in zwei dünne Seitenzweige (*eva* und *eva,*), von denen der eine *eva* nach vorn, der andere (*eva,*) in die Pharyngealgegend zieht. Vom hinteren Hauptaste (*eh*) zweigt nach dem ersten Drittel seines Verlaufes ein Nebenast (*ec*) ab, der nach Abgabe eines kleinen, sich nochmals verzweigenden Seitenästchens (*eca*), etwas in die andere Körperhälfte überzugreifen scheint. Es ist jedoch auch möglich, dass hier mit dem von der anderen Körperhälfte herüberziehenden Nebenaste eine Anastomose gebildet wird, wie dies in der Textfigur 1 angedeutet ist (*ec*). Bald nach Abzweigung des eben erwähnten Seitenastes theilt sich der Hauptstamm wieder in zwei Äste, wovon der äußere, dünnere (*eha*) in schwacher Biegung nach hinten zieht, der innere *ehi* aber im letzten Theile seines Verlaufes sich nach vorn wendet. Weiter vermochte ich denselben nicht zu verfolgen. Vielleicht endet er hier blindsackförmig, wie es O. SCHMIDT[1] für die vorderen Exkretionsstämme von *Mesostoma lingua* konstatirt.



Textfig. 1.
Exkretionssystem von *Mesostoma cuénoti* n. sp. (nach Quetschpräparaten gezeichnet). *e*, querverlaufender Endkanal; *eb*, Exkretionsbecher; *ec*, Anastomose; *eca*, Seitenästchen des die Anastomose bildenden Exkretionskanals; *eh*, hinterer Hauptast; *eha*, äußerer Ast des hinteren Hauptastes; *ehi*, innerer Ast desselben; *ev*, vorderer Hauptast; *evi*, Umbiegungsstelle desselben; *eva*, nach vorn verlaufender Zweig des vorderen Hauptastes; *eva,*, in die Pharyngealgegend ziehender Zweig desselben; *ph*, Lage des Pharynx.

Der ziemlich dicht hinter dem Pharynx gelegene Geschlechtsporus (Taf. I, Fig. 3 *pg*) führt in das individuell zweifach gestaltete Atrium genitale (*at*), in welches sich das Wimperepithel und der Hautmuskelschlauch fortsetzt. Die eine Form des Atriums stimmt mit der von BRAUN bei *Mesostoma lanceola*[2] beobachteten fast vollkommen überein, in so fern auch hier das Atrium durch einen Wulst in zwei über einander gelegene Räume geschieden ist, von denen jedoch nur der obere die Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane aufnimmt. An der Mündungsstelle des männlichen Kopulationsapparates erscheint er zipfelförmig ausgezogen (*am*). Von den weiblichen Geschlechtsorganen münden die beiden von entgegen-

[1] O. SCHMIDT, Die rhabdocölen Strudelwürmer des süßen Wassers. Jena 1848. p. 41.

[2] l. c. p. 60.

gesetzten Seiten kommenden Uteri ventral, mehr dorsal dagegen die Bursa copulatrix und der Eileiter, in welchen sich das Receptaculum seminis und die Dotterstöcke öffnen.

In dem zweiten Falle hat das Atrium die Gestalt eines nach hinten gerichteten Sackes, welcher die Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane in eben erwähnter Weise aufnimmt, nur vereinigen sich die beiden Uterusausführungsgänge in diesem Falle unmittelbar vor ihrer Mündung.

Die kompakten, keulenförmigen Hoden liegen zu beiden Seiten des Pharynx und erstrecken sich noch ziemlich weit über die Körpermitte nach vorn.

Der männliche Kopulationsapparat (Taf. I, Fig. 3 *p*) besitzt eine flaschenförmige Gestalt. In den erweiterten Theil (*vs*) ist die Samenblase eingeschlossen, während wir den verschmälerten (*p,*), der an Schnittpräparaten stets fernrohrartig eingezogen war, als Penis im engeren Sinne bezeichnen wollen.

Der erweiterte Theil des Kopulationsapparates, welcher das angehäufte Sperma und Kornsekret enthält, wird von drei ungleich dicken Muskelschichten umschlossen (Fig. 4). Die äußerste Schicht besteht aus dünnen Längsmuskeln (*lm*), auf welche nach innen zwei sich unter schiefem Winkel durchdringende Schichten von starken, schräg verlaufenden Ringmuskeln folgen (rm_1, rm_2). Ausgekleidet wird die Samenblase von einem einschichtigen, kernführenden Epithel (*ep*), in welchem an einigen Präparaten die Grenzen der einzelnen Zellen unschwer zu erkennen waren. Es trägt eine sich in Eosin intensiv roth färbende Cuticula (*cu*).

Eine eingehendere Besprechung verlangen die Muskeln der innersten Schichten. Auf Querschnitten zeigen die einzelnen Fasern eine ungefähr rechteckige Gestalt. Jede Muskelfaser besitzt ein verhältnismäßig sehr dickes Sarkolemma (*sl*). Die bandartig angeordneten Fibrillen (*fbl*) erfüllen den Sarkolemmschlauch nicht vollständig, sondern lassen an der Innenseite der Muskelfasern einen ansehnlichen Raum frei, welcher von dem Sarkoplasma eingenommen wird. Letzteres ist fein granulirt und färbte sich mit den angewandten Tinktionsmitteln nur in der Nähe der Kerne (*spl,*), während die übrigen Partien (*spl*) stets farblos blieben. Die Kerne (*n*) sind platt, zeigen eine homogene Beschaffenheit und führen zumeist ein excentrisch gelegenes Kernkörperchen (*nu*). Die Länge des abgebildeten Kernes betrug 13,17, dessen Höhe 3,65 μ.

Ähnliche Verhältnisse dürften nach BRAUN bei *Mesostoma lanceola*[1], sowie nach FUHRMANN bei *Mesostoma segne*[2] obwalten. Allerdings sind die Beschreibungen der genannten Autoren nicht sehr eingehend, doch stellen beide das Vorhandensein einer äußeren Längsmuskelschicht und zweier sich kreuzender innerer Muskelschichten fest, während bei anderen Mesostomeen die Dinge einfacher liegen. Bei *Mesostoma platycephalum* treffen wir nach BRAUN[3] »außen eine einschichtige Lage von Längsmuskeln, darauf nach innen eine ebenfalls einschichtige Lage von Ringmuskeln«, und bei *Mesostoma tetragonum* konstatirt v. GRAFF[4], dass der Penis »wie bei den meisten Verwandten zu äußerst eine schief gekreuzte Faserschicht hat«.

Im Lumen der Samenblase liegen die meist länglichen Spermaballen und das Sekret der Körnerdrüsen gewöhnlich neben einander. Es kann jedoch auch vorkommen, dass die Körner wie bei *Mesostoma lanceola*[5] ausschließlich vor die Spermaanhäufung zu liegen kommen, welch letztere dann eine kugelförmige Gestalt annimmt.

In den meisten Fällen findet sich das Kornsekret nicht nur innerhalb der Samenblase, sondern erscheint auch außerhalb derselben in einem gewöhnlich halbkugelförmigen Bläschen angehäuft (Fig. 3 *ksr*), in welches Reservoir die Körnerdrüsen (*ks*) einmünden. Letztere sind sehr langgestielt und erstrecken sich bis in die Nähe des Pharynx.

In das blinde Ende der Samenblase münden auch, wie aus Fig. 3 hervorgeht, die beiden Vasa deferentia (vd_1 und vd_2) getrennt von einander ein.

Die Muskulatur des Penis im engeren Sinne (Fig. 3 p_1) scheint nur aus einer schwach spiralig verlaufenden Längsmuskelschicht zu bestehen; allerdings erlauben mir meine Präparate nicht, dies mit vollständiger Sicherheit zu behaupten. Die beiden inneren Schichten würden sich demgemäß nur bis zu jener Stelle erstrecken, welche in Fig. 3 mit einem Sternchen gekennzeichnet ist.

Zu erwähnen wäre noch, dass von der zipfelförmig ausgezogenen Partie des Atrium ein Verbindungsgang (*dco*) zu der Bursa copulatrix führt, der vielleicht einen Weg zur Selbstbefruchtung darstellt.

Die Spermatozoen sind dünne 76,6 μ lange und 1,46 μ dicke Fäden, welche an ihrem vorderen Ende mit zwei Geißeln versehen sind. Die letzteren sind etwa $^1/_4$ so lang wie die Spermatozoen. BRAUN schildert dagegen die Spermatozoen bei *Mesostoma lanceola*[6] als »lange und dicke Fäden« und erwähnt von Geißeln nichts.

---

[1] l. c. p. 60. [2] l. c. p. 249. [3] l. c. p. 36. [4] l. c. p. 297.
[5] M. BRAUN, l. c. p. 60. [6] l. c. p. 61.

Bei der Besprechung des weiblichen Geschlechtsapparates haben wir den Keimstock, die Dotterstöcke, ein Receptaculum seminis, zwei Uteri und eine Bursa copulatrix zu berücksichtigen.

Der Keimstock (Fig. 3 *ov*) ist von ungefähr keulenförmiger Gestalt; in dem hinteren blinden Ende liegen die jüngsten Keimzellen, welche sich oft nur schwierig von einander abgrenzen lassen. Die Kerne derselben zeigen karyokinetische Figuren, woraus hervorgeht, dass hier eine rege Bildung der Keimzellen erfolgt. Nach vorn nehmen die Keimzellen an Größe zu und zeigen die schon oft beschriebene geldrollenförmige Anordnung.

Neben dem Keimstocke habe ich in den meisten Fällen ein birnförmiges Gebilde (*ov,*) angetroffen, dessen Zellen an Schnitten eine radiäre Anordnung erkennen lassen. Ich bin geneigt, dieses Gebilde als einen zweiten, rudimentären Keimstock aufzufassen, wie er ja unter den Mesostomiden nach v. Graff[1] auch bei *Byrsophlebs intermedia* vorkommt. Der Ausführungsgang dieses zweiten Keimstockes vereinigt sich mit dem Eileiter des ersten. Das Endstück des Eileiters nimmt die Ausführungsgänge der beiden »papillösen«[2] Dotterstöcke auf, welch letztere sich nach vorn bis in die Gegend des Gehirns, nach hinten bis fast zum hinteren Körperpole erstrecken.

Zwischen der Einmündungsstelle der Dotterstöcke und derjenigen des rudimentären Keimstockes mündet, wie bei allen anderen prosoporen Mesostomeen, das Receptaculum seminis in den Ausführungsgang des Keimstockes. Dasselbe stellt einen langen Schlauch von wechselnder Weite dar, dessen einschichtiges Epithel meist aus kubischen, einen deutlichen Kern führenden Zellen besteht. Im Inneren befindet sich eine Spermaanhäufung von ganz bestimmter, bei allen Individuen gleicher Form. Im blinden Ende des Receptaculum bildet nämlich diese Anhäufung stets einen kugelförmigen Knopf (*rs*), der in einem dünnen halsartigen Stiele seine Fortsetzung findet, um sich bald wieder zu erweitern (*rs,*) und schließlich in einen fadenförmigen Fortsatz auszulaufen, welcher bis zur Einmündung dieses Organs in den Eileiter reicht.

Es sind zwei Uteri vorhanden, von denen der eine vom Atrium genitale nach vorn, der andere nach hinten zieht (Fig. 3 ut_1 und ut_2). Nur bei einem einzigen Exemplare waren beide Uteri nach vorn gekehrt, was bei *Mesostoma lanceola* nach Braun stets der Fall ist[3]. Sie können eine ziemlich große Zahl von Eiern enthalten. Bei einem

---

[1] l. c. p. 276. [2] L. v. Graff, l. c. p. 135. [3] l. c. p. 60.

Individuum wiesen beide Uteri zusammen 27 Eier auf und zwar der vordere Uterus 14, der hintere 13. Auch hierin liegt ein Unterschied von *Mesostoma lanceola*[1], da dort nach BRAUN im günstigsten Falle in beiden Uteri zusammen bloß 4 Eier vorkommen.

Die legereifen Eier sind von ovaler Gestalt und gedeckelt. Die Länge derselben schwankt zwischen 0,222 mm und 0,186 mm, die Breite zwischen 0,177 bezw. 0,151 mm.

Einen sehr komplicirten Bau weist die langgestielte Bursa copulatrix auf, und ich muss gestehen, dass es mir trotz großer Mühe nicht gelungen ist, alle Details dieses Organs zu erforschen (Fig. 3 und 5 *bc*).

Sie stellt eine ovale oder kugelige Blase von wechselnder, vom Grade der Füllung mit Inhaltsmasse abhängender Größe dar. Ihre auffallendste Eigenthümlichkeit beruht darauf, dass in ihr zwei neben einander liegende Binnenblasen eingeschlossen sind, ein Verhalten, welches meines Wissens bis jetzt noch nicht beobachtet worden ist. Betrachten wir einen Schnitt durch die Bursa (Fig. 3 und 5 *bc*), so finden wir, dass ihre gemeinsame äußere Wandung (*bm*) aus einer Schicht schräg verlaufender Muskelfasern gebildet wird, auf welche bei einigen Individuen nach innen eine mit häkchenartigen Erhebungen versehene Schicht folgte. An den in Fig. 3 und 5 abgebildeten Präparaten war diese Schicht nicht zu erkennen. Möglicherweise handelt es sich um ein modificirtes Epithel, doch vermochte ich niemals Kerne nachzuweisen. Es machte mir vielmehr den Eindruck, als ob sie eine chitinähnliche Beschaffenheit besäße. Hierfür spricht auch, dass sie direkt in die unzweifelhaft chitinige Auskleidung des Ausführungsganges übergeht. Eingeschlossen in diese Blase finden sich nun die beiden inneren Blasen, deren Wandungen, so viel ich eruiren konnte, nur aus Chitinmembranen bestehen. Die kleinere, von einer starken Chitinlamelle umgebene Binnenblase (*bc,*) führt ausschließlich Sperma, die größere (*bc,,*), von einem sehr feinen Chitinhäutchen umhüllte, enthält eine fein granulirte Substanz, in welcher ich jedoch auch hin und wieder einzelne Spermatozoen angetroffen habe. Beide Blasen münden mittels stielartiger Verlängerungen (*st,* und *st,,*) in den gemeinsamen Ausführungsgang der Bursa (*dbc*).

Dieser (Fig. 3 und 6 *dbc*) ist wie bei *Mesostoma lanceola*[2] fast winkelig gebogen und wird außen von starken spiralig verlaufenden Muskelbündeln umschlungen, die aus der Muskulatur der Bursa hervorzugehen

[1] l. c. p. 60. [2] M. BRAUN, l. c. p. 60.

scheinen. Die einzelnen Muskelbündel bestehen aus einer Anzahl von bandartigen Muskelfasern (Fig. 6 *dm*), welche mit der breiten Seite einander angelagert, mit der Schmalseite aber gegen das Lumen des Ausführungsganges gerichtet sind. Die innere cuticuläre Schicht, deren Dicke individuell sehr variirt, zeigt eine feine Längsstreifung, während die ihr aufsitzenden, stets deutlich wahrnehmbaren Chitinhäkchen zumeist in querverlaufenden Reihen angeordnet erscheinen (Fig. 3 *dbc*).

Vor der Einmündung in das Atrium zweigt der schon oben erwähnte Kanal (*dco*) ab, der nur von Längsmuskeln umkleidet wird, während sich auf den Hauptausführungsgang der Bursa (*dbc*,) die Spiralmuskeln fortsetzen. Das Lumen des Stieles weist wenigstens an dieser Theilungsstelle stets eine beträchtliche Erweiterung auf, kann jedoch auch an anderen Stellen in Folge von Anhäufungen des Sperma oder des Drüsensekrets bedeutend ausgedehnt werden.

Von der Wandung des Atrium genitale verlaufen starke Muskelbündel (Fig. 6 *m*) gegen den Stiel der Bursa und inseriren sich an demselben oberhalb der Theilungsstelle, zwischen die Fasern seiner Muscularis eindringend.

Auf diese Weise wird um den ganzen unteren Theil des Ausführungsganges (Stieles) der Bursa ein förmlicher Muskelsack gebildet, welcher eine schwer definirbare, zarte, körnig-faserige Ausfüllungsmasse enthält, in der ich an Schnittpräparaten einzelnen durchschnittenen Spermatozoen gleichende dunkle Punkte bemerkte. Ob es sich hier wirklich um Spermatozoen handelt, vermag ich nicht mit Sicherheit zu sagen.

Ringförmige Verdickungen um den Stiel der Bursa, wie sie Braun bei *Mesostoma lanceola*[1] konstatirte, sind hier nicht vorhanden.

Zellkerne fehlen in dem ganzen zur Bursa gehörigen Muskelsysteme vollkommen. In der Umgebung der Bursa, sowie des oberen Theiles des Stieles finden sich jedoch einzellige Drüsen mit feinkörnigem Inhalte, deren Ausführungsgänge wahrscheinlich in den ansehnlichen Spalten, welche die einzelnen Muskelbündel von einander trennen, die Wandung des Bursastieles durchsetzen und in das Lumen desselben einmünden.

---

[1] l. c. p. 60.

Familie Vorticida v. Graff.

Die durch v. Graff[1] gegebene Diagnose dieser Familie erfährt Änderungen durch die Untersuchung neuer, parasitischer Vorticinen, namentlich der Gattungen *Genostoma* und *Urastoma*, deren einzelne Vertreter in ihrer Organisation von den bisher bekannten Vorticinen ziemlich stark abweichen. Sie hätte jetzt zu lauten:

Rhabdocoelida mit einer, zuweilen mit dem Munde kombinirten Geschlechtsöffnung, mit Keimdotterstöcken oder getrennten Keim- und Dotterstöcken, mit oder ohne weibliche Hilfsapparate, kompakten und (mit einer Ausnahme) paarigen Hoden. Uterus entweder einfach oder fehlend. Mundöffnung meist bauchständig und in der Regel nahe dem Vorderende. Pharynx (mit einer einzigen Ausnahme) ein Ph. doliiformis; das chitinöse oder weiche Kopulationsorgan sehr mannigfaltig.

Subfamilie Euvorticina v. Graff.

Genus Schultzia v. Graff.

Schultzia adriatica n. sp.

(Taf. I, Fig. 7—9; Taf. II, Fig. 1—7, Textfig. 2.)

Diese interessante Art verdanke ich gleichfalls der Güte des Herrn Professor Dr. Böhmig, welcher mir zahlreiche gut konservirte Exemplare zur Verfügung stellte. Er selbst hatte vor Jahren dieses marine Turbellar im Hafen von Triest gefischt und nach dem lebenden Thiere die beigegebenen Farbenskizzen (Taf. I, Fig. 7*a*—7*d*), sowie Zeichnungen des Penis und der Spermatozoen (Taf. II, Fig. 2, 3 und 7) angefertigt.

Nach den Aufzeichnungen des Herrn Prof. Dr. Böhmig betrug die Länge des lebenden Thieres 0,5 mm, dessen Breite nur 0,145 mm. Im konservirten Zustande war das Thier jedoch nur 0,4 mm lang, aber bis 1,24 mm breit. Der drehrunde Körper ist vorn abgestumpft, gegen das Hinterende jedoch verschmälert, um in einer Spitze zu enden und erreicht die größte Breite gegen das Ende des zweiten Körperdrittels (Taf. I, Fig. 7*a* — 7*d*). Die Farbe des Thieres ist gelblich mit brauner Sprenkelung, wobei bald das gelbe, bald das braune Pigment vorherrscht. Farblos bleiben stets die vor den Augen

[1] l. c. p. 342.

gelegenen Mesenchympartien, während sich zwischen den Augen in der Medianlinie des Körpers ein farbiger Streifen bis zum vorderen Körperende fortsetzt, wo sich derselbe noch etwas ausbreitet. Bei noch nicht ausgefärbten Individuen (Fig. 7 *a* und 7 *b*) beschränkt sich das Pigment auf kleine, braune und gelbe Punkte, wobei der Körper größtentheils durchsichtig ist. Das Pigment hat nach einer Notiz des Herrn Prof. Dr. Böhmig die Form hellgelber bis dunkelbrauner Kugeln und Tropfen, häufig auch großer Stäbchen, die wahrscheinlich dem Mesenchym, vielleicht auch dem Darme angehören.

Die Augen sind schon am lebenden Thiere leicht zu erkennen. Ihre gegenseitige Entfernung beträgt (am konservirten Thiere gemessen) 14,5 μ.

Das Epithel besteht aus polygonalen Zellen, deren Grenzen nach Herrn Prof. Dr. Böhmig am lebenden Thiere deutlich sichtbar sind und leicht gerifft erscheinen.

Am Vorder- und Hinterende sind die Zellen von cylindrischer Gestalt und 10 bis 12 μ hoch, an den übrigen Körperpartien erscheinen sie jedoch platt und ihr Höhendurchmesser erreicht hier nur 5,5 μ. Hand in Hand mit der Form der Zellen geht auch die der Kerne, welch' letztere stets im Basaltheile der Zellen liegen und einen ansehnlichen, stark färbbaren Nucleolus enthalten. Im distalen Theile der Zellen, knapp unterhalb der Cilien, liegen in einer Lage dicht neben einander die 1,7 μ langen, an beiden Enden zugespitzten Stäbchen (Taf. I, Fig. 8 und 9, Taf. II, Fig. 1 *rd*), welche sich mit Farbstoffen sehr stark tingiren. Erheblich kleiner sind diese Rhabditen in den Zellen des vorderen und hinteren Körperpoles. Da Stäbchendrüsen, wie überhaupt jede Art von Hautdrüsen vollständig fehlen, muss angenommen werden, dass die Stäbchen in den Epithelzellen selbst gebildet werden, ein Verhältnis, wie es v. Graff[1] für die aus den Kokons isolirten oder neu geborenen Jungen von *Mesostoma ehrenbergi* und der Müller'schen Dendrocölen-Larve, Böhmig[2] für *Plagiostoma siphonophorum* und Lang[3] für die *Polycladen* beschreibt. Es ist dies jedenfalls ein sehr ursprüngliches Verhalten und weist entschieden auf die ectodermale Entstehung der Stäbchenbildungszellen bei den übrigen Rhabdocöliden hin.

Nach einer Notiz des Herrn Prof. Dr. Böhmig ist die Basalmembran und der Hautmuskelschlauch am lebenden Thiere stark ent-

---

[1] l. c. p. 56.

[2] Untersuchungen. II. p. 23.

[3] A. Lang, Die Polycladen des Golfes von Neapel. Leipzig 1884.

wickelt, am konservirten dagegen erschien die Basalmembran verschwindend dünn und der aus Ring- und Längsfasern zusammengesetzte Hautmuskelschlauch besaß nur eine Dicke von 0,8—0,9 μ.

Das Mesenchym (Taf. I, Fig. 8 *m*) ist schwach entwickelt und findet sich in nennenswerther Ausbildung nur zwischen dem Gehirne und dem vorderen Körperende, sowie in der Umgebung der Bursa seminalis.

Das Gehirn (Fig. 8 *g*) liegt vor dem Pharynx, oberhalb der Pharyngealtasche. Die beiden Ganglien sind durch eine starke Kommissur verbunden, deren Höhe 20 μ bei einer Breite von 15,4 μ beträgt. Der drei- bis vierschichtige Ganglienzellenbelag der Punktsubstanzballen ist von bedeutender Mächtigkeit und geht auch auf die Kommissur über, lässt jedoch deren Dorsalseite größtentheils frei.

In der Größe der Ganglienzellenkerne zeigten sich ziemlich große Schwankungen. Als Mittel kann ein Längsdurchmesser von 3,5 und ein Querdurchmesser von etwa 2 μ gelten.

Die beiden Augen (Fig. 8 *au*) sind in die Ganglienzellenschicht eingebettet. Der braune Pigmentbecher, dessen einzelne Körner eine koncentrische Schichtung aufweisen und einen Durchmesser von 2 bis 3,6 μ besitzen, zeigt eine nur seichte Höhlung, in welcher ein größerer oder an dessen Stelle zwei kleinere, auffallend stark lichtbrechende, ovale Körper liegen. Sie tingiren sich mäßig stark mit Eosin, lassen jedoch keine Struktur und auch keine Beziehungen zu Nervenfasern erkennen. Der Längsdurchmesser eines der größten dieser Körperchen betrug 6,2 μ, der Breitendurchmesser 3,5 μ.

An günstigen Schnitten lässt sich am Grunde der Pigmentbecherhöhlung eine helle, homogene »Zwischensubstanz« unterscheiden.

Die auf der Ventralseite des Thieres befindliche, dem vorderen Körperpole sehr genäherte Mundöffnung führt in die vorn kanalartig enge, nach hinten zu becherförmig erweiterte Pharyngealtasche, welche von einem relativ hohen, kernführenden, aber wimperlosen Epithel ausgekleidet ist, das an der Mundöffnung direkt in das Körperepithel übergeht. Basalmembran, sowie Hautmuskelschlauch setzen sich ebenfalls auf die Pharyngealtasche fort.

Der Pharynx (Taf. I, Fig. 8 und 9 *ph*) besitzt am konservirten Thiere eine Länge von ca. 53 μ und Breite von ca. 57 μ, hat also die Form eines Rotationsellipsoides und weist die gewöhnliche Muskelschichtenfolge des »Pharynx doliiformis« auf.

Die Pharynxkappe und das Pharynxlumen werden von einer Cuticula-ähnlichen, kernlosen Schicht (Fig. 9 *c*) überkleidet, bezüg-

lich welcher ich nicht zu entscheiden vermag, ob sie ein modificirtes Epithel darstellt oder ob hier wieder ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie sie JANDER[1] für den Pharynx der Tricladen geschildert hat. Drüsen fehlen im Pharynxbulbus vollkommen. Auch mit Rücksicht auf diesen Umstand muss der Pharynx, trotz seiner am konservirten Thiere zu Tage tretenden verkürzten Form, als Pharynx doliiformis bezeichnet werden.

Hinter dem Pharynx münden jedoch, wie bei dem zweiten Vertreter dieses Genus, *Schultzia pellucida*[2], welche Form von ihrem Entdecker M. SCHULTZE »*Vortex pellucidus*« genannt worden war[3], zahlreiche, wie es scheint, einzellige Speicheldrüsen (Fig. 8 *spd*) in den Darm. Am konservirten Thiere sind dieselben in Folge der allgemeinen Kontraktion zu einem dichten Klumpen zusammengezogen. Sie erscheinen leicht granulirt und führen kugelige Kerne, deren Durchmesser 3 μ beträgt.

Bei nicht vollkommen geschlechtsreifen Thieren besitzt der Darm eine annähernd sackförmige Gestalt und bildet am Vorderende einen kleinen Blindsack, welcher den Pharynx von oben her deckt. Etwas unregelmäßig ist dagegen die Form bei solchen Individuen, bei denen die Dotterstöcke sehr stark entfaltet sind (Taf. I, Fig. 8 und 9, Taf. II, Fig. 1 *d*). Eine scharfe Abgrenzung der einzelnen Darmzellen war nicht zu sehen. Der Darm präsentirt sich auf Durchschnitten fast stets als eine mit Kernen versehene, von zahlreichen Vacuolen durchsetzte Plasmamasse, in der außer verschiedenartig gefärbten Einschlüssen auch sehr ansehnliche, mit Hämatoxylin tief blauschwarz färbbare, klumpige Gebilde (*kl*) eingeschlossen sind, über deren Natur ich nicht ins Klare kommen konnte.

Die Geschlechtsöffnung (Taf. I, Fig. 8 und Textfigur 2 *pg*) liegt auf der Ventralseite des Thieres an der Grenze des zweiten und dritten Körperdrittels, also etwas weiter nach vorn als bei *Schultzia pellucida*[4]. Sie führt in ein ziemlich geräumiges Atrium (*at*), in welches von vorn her die Schalendrüsen (*schld*) und der männliche Geschlechtsapparat (*p*), von rückwärts die Bursa seminalis (*bs*) und dorsal von letzterer die Keimdotterstöcke mittels des Ductus communis (*dc*) einmünden. Ausgekleidet ist das Atrium von einem hohen Epithel, dessen

[1] l. c. p. 161.

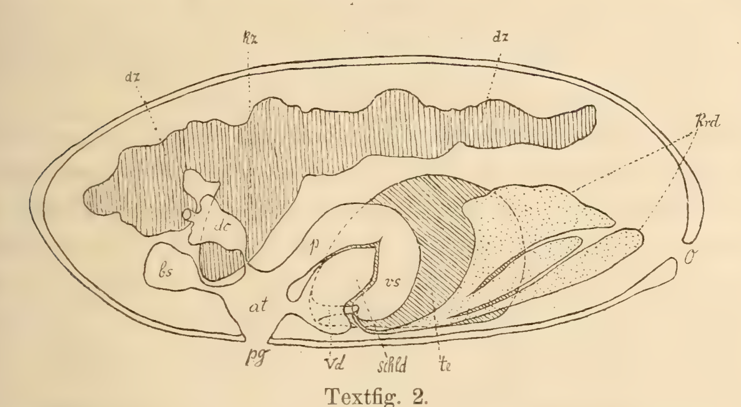
[2] L. v. GRAFF, l. c. p. 344.

[3] M. SCHULTZE, Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien. Greifswald 1851. p. 49.

[4] M. SCHULTZE, l. c. Taf. IV, Fig. 5.

längliche oder kugelige Kerne an Schnitten ein deutliches Kerngerüst in Form dunkel gefärbter Punkte aufweisen. Der Durchmesser der Kerne beträgt durchschnittlich 3 μ. Unter dem Epithel liegt die vom Hautmuskelschlauche stammende Muscularis.

Die beiden rundlichen Hoden gehören dem zweiten Körperdrittel an, in welchem sie eine ventrale und seitliche Lage einnehmen (Textfigur 2 *te*). Ihre Größe ist viel bedeutender als bei *Schultzia pellucida*, während die Lage ungefähr dieselbe ist. Sie erstrecken sich von der Einmündungsstelle des Pharynx in den Darm bis in die Nähe des Geschlechtsatrium, wesshalb die Vasa deferentia (*vd*), um das blinde Ende der Samenblase zu erreichen, einen kleinen Bogen nach vorn beschreiben müssen.



Textfig. 2.

Schema des Geschlechtsapparates von *Schultzia adriatica* n. sp. *at*, Atrium genitale; *bs*, Bursa seminalis: *dc*, Ductus communis der beiden Keimdotterstöcke; *dz*, Dotterzellen; *krd*, Körnerdrüsen *kz*, Keimzellen; *o*, Mundöffnung; *p*, Penis; *pg*, Geschlechtsöffnung; *schld*, Schalendrüsen; *te*, linker Hoden; *vd*, Vas deferens desselben; *vs*, Samenblase.

Zu beiden Seiten des Pharynx, also noch vor den Hoden, aber gleichfalls auf der Ventralseite, liegen die mächtigen Körnerdrüsen (Taf. I, Fig. 8 und 9 und Textfigur 2 *krd*), welche Max Schultze bei *Schultzia pellucida* jedoch nicht erwähnt. Es sind sehr ansehnliche einzellige Drüsen mit großen, ovalen Kernen von 9 bis 12 μ Durchmesser. Der kugelige Nucleolus misst durchschnittlich 4,3 μ. Nach hinten verjüngen sich die Drüsen allmählich und endigen in lange Ausführungsgänge, welche in das Kopulationsorgan einmünden.

Das männliche Kopulationsorgan (Taf. II, Fig. 2) besitzt die Form eines gebogenen Schlauches. Der distale Theil oder Penis im engeren Sinne (Taf. II, Fig. 2 *p* und Fig. 3) wird von einem spiralig gedrehten Chitinbande umgeben, welches am oberen Ende eine spatel-

förmige Erweiterung (*cb*) mit einer scharfen Spitze (*spi*) aufweist, nach unten dagegen meist in einer schmalen Borste (Fig. 3 *b*) endigt, die aber nicht von so bedeutender Länge ist, wie bei *Schultzia pellucida*[1]. An dem in Fig. 2 von Herrn Prof. Dr. Böhmig abgebildeten Penis scheint die Borste nicht zur Entwicklung gelangt zu sein.

Dieser chitinige Theil geht unmittelbar in die davor gelegene, erheblich längere Partie über, in welche die Samenblase und das Körnerreservoir eingeschlossen sind.

Einen genaueren Einblick in die Organisation des Kopulationsapparates können wir uns nur an Schnittserien oder durch Zerklopfen eines in Xylol aufgehellten Exemplares verschaffen.

Der in Fig. 2 (Taf. II) mit *p*, bezeichnete Theil des Kopulationsapparates, in welchem die Samenblase und das Kornsekretreservoir eingeschlossen ist, wird mit Ausnahme der vordersten Partie von kräftigen Ringmuskeln umgeben (Taf. II, Fig. 5 *m*). Der vorderste, schwach muskulöse Theil (Taf. I, Fig. 8 und Taf. II, Fig. 4 *vs*) enthielt auf meinen Präparaten ausschließlich Sperma (*sp*). Weiter nach vorn in der Mitte von *p*, bemerkte ich neben dem Sperma auch Kornsekret (Taf. II, Fig. 5 *sp* und *ks*), während in der hintersten Partie und im Penis im engeren Sinne nur Kornsekret anzutreffen war.

Im mittleren, Sperma und Kornsekret führenden Abschnitte (Taf. II, Fig. 5) liegen die beiden Substanzen neben einander, werden jedoch durch eine Membran (*mb*) geschieden, durch welche das Lumen in zwei Räume von ungleicher Größe zerfällt. Weiter distalwärts verschwindet dann diese Membran, wodurch die scharfe Scheidung aufgehoben wird.

Der chitinige Theil des Penis (Taf. II, Fig. 2 *p* und Fig. 3) entbehrt muskulöser Elemente. Seine Wandung wird gebildet von einem sehr zarten, kernführenden Epithel (Taf. II, Fig. 4 *ep*), auf welches nach außen eine dünne Chitinschicht (*cl*) folgt, die das schon früher erwähnte spiralige Chitinband (*cb*) trägt.

Die Spermatozoen (Taf. II, Fig. 7) sind von peitschenförmiger Gestalt und mit einer äußerst lebhaft schwingenden Geißel versehen.

Wie bei *Schultzia pellucida* sind auch hier stark entwickelte, vornehmlich die Dorsalseite des Thieres einnehmende Keimdotterstöcke (Textfig. 2, Taf. II, Fig. 1 und Fig. 6 *kz* und *dz*) vorhanden. Speciell der aus Dotterzellen bestehende Theil jener Organe weist eine sehr bedeutende Entfaltung auf. Es sind zwei mächtige, von der Augen-

---

[1] M. Schultze, l. c. Taf. IV, Fig. 5.

gegend bis fast zum hinteren Körperende ziehende, mit zahlreichen Ausbuchtungen versehene Stränge, von denen jeder noch einen unterhalb des Darmlumens verlaufenden Ast entsendet, der bis über die Körpermitte nach vorn reicht (Taf. I, Fig. 8 *kdst*, und Taf. II, Fig. 1 *dz*,. Im Schema des Geschlechtsapparates, Textfig. 2, nicht eingezeichnet).

Bei manchen Individuen stehen diese ventralen Dotterstockpartien, welche stets mit einander verschmelzen und so Anlass geben könnten, von einem dritten unpaaren Dotterstocke zu sprechen, in breiter Verbindung mit den dorsalen Partien, bei anderen beschränkt sich diese Verbindung auf eine verhältnismäßig kleine Stelle in der Umgebung der gemeinsamen Mündung.

Die durchschnittlich 77 μ langen, die Keime enthaltenden Theile der Keimdotterstöcke (Taf. II, Fig. 1 und 6 *kz*) verhalten sich im Ganzen so wie bei *Schultzia pellucida*, indem sie »blinde Anhänge darstellen, welche mit einer breiten Basis, in der sich die größten Eikeime befinden, den Dotterstöcken aufsitzen«[1]. Auch die beinahe zuckerhutförmige, wenn auch individuell etwas variirende Gestalt dieser Organe haben beide Formen gemeinsam.

Die Keimdotterstöcke münden mittels zweier, von einem niedrigen Epithel ausgekleideter, sehr häufig Sperma enthaltender Kanäle (Taf. II, Fig. 6 *e*), die sich zu einem kurzen unpaaren Abschnitte vereinigen, in ein birnförmiges Gebilde, dem ich nach dem Vorgange von Vejdovský[2] den Namen Ductus communis (Taf. I, Fig. 8 und Textfig. 2 *dc*) geben will. Die Wandung desselben besteht aus einer schwachen Muscularis und einem 7,7 μ hohen Epithel, dessen etwas unregelmäßig gestaltete Kerne denen des Atrium gleichen. Im vordersten Theile der Blase erhebt es sich zu einem starken Ringwulste.

Die Blase ist mit ihrer Längsachse gegen diejenige des Thieres ziemlich stark geneigt und kommunicirt mit dem Atrium durch einen engen kanalartigen Endabschnitt, der durch zwei etwas ungleiche Sphinkteren gegen das Atrium abgeschlossen werden kann.

Unterhalb des Ductus communis finden wir ein ähnlich gestaltetes, flaschenförmiges Organ (Taf. I, Fig. 8 und Textfig. 2 *bs*), dessen Länge ca. 50 μ und dessen größter Querdurchmesser 32 μ beträgt. Das Epithel des Geschlechtsatrium setzt sich auf dieses Organ fort und eben so schlägt sich die Muskulatur auf dasselbe über. Da ich

---

[1] M. Schultze, l. c. p. 49.

[2] F. Vejdovský, Zur vergleichenden Anatomie der Turbellarien. Diese Zeitschr. Bd. LX. Leipzig 1895. p. 111.

die Blase sehr häufig mit Sperma angefüllt sah, glaube ich annehmen zu dürfen, dass wir es hier mit einer Bursa seminalis zu thun haben.

Zu erwähnen habe ich endlich noch die zwischen Samenblase und Atrium in der Medianebene des Körpers gelegene Schalendrüse Taf. I, Fig. 8, Taf. II, Fig. 1, 4 und 5 und Textfig. 2 *schld*), welche aus mehreren großen, einzelligen Drüsen besteht, deren Ausführungsgänge sich dicht vor der Einmündung ins Atrium zu einem gemeinsamen Gange vereinigen. Die Kerne (Taf. II, Fig. 1 und 5 *n*) sind von ovaler Gestalt und messen in der Länge ca. 14, in der Breite ca. 12 und in der Höhe ca. 8,5 μ. Sie besitzen eine deutliche Kernmembran und enthalten einen excentrisch gelegenen Nucleolus, welcher zuweilen so stark an die Peripherie des Kernes rückt, dass dadurch eine Hervorwölbung verursacht wird.

Subfamilie Vorticina parasitica v. Graff.

Auch die Diagnose dieser Subfamilie erleidet durch die Einbeziehung der beiden ektoparasitischen[1] Vorticinen-Genera einige Abänderungen. Sie hat folgendermaßen zu lauten:

Pharynx und Gehirn schwach ausgebildet. Die meist paarigen Keimstöcke von ansehnlicher Größe. Mesenchymgewebe mächtig entwickelt. Ekto- oder entoparasitisch lebend.

Genus Genostoma nov. gen.

Bewimperung auf die Bauchseite beschränkt. Mundöffnung am hinteren Körperpole oder sehr nahe demselben auf der Ventralseite gelegen. Keimdotterstöcke. Die Ausführungsgänge des männlichen und weiblichen Geschlechtsapparates münden in das vordere Ende der Pharyngealtasche.

Die erste Beschreibung der im Nachstehenden behandelten beiden Formen lieferte Repiachoff[2], welcher die eine Form in Triest, die andere in Marseille auf Nebalia bipes M. Edw. schmarotzend gefunden hatte, es jedoch unterließ, die Thiere zu benennen oder ins System einzureihen.

---

[1] Ich gebrauche hier den Ausdruck »ektoparasitisch«, obwohl es sich möglicherweise um Symbiose oder bloßen Kommensalismus handelt. Der Umstand, dass ich im Darme der Thiere nie Theile ihres Wirthes fand, spricht für letzteres Verhältnis.

[2] l. c.

Calandruccio[1], der die Formen nur aus der Beschreibung Repiachoff's, nicht aber auf Grund eigener Untersuchungen kannte, reihte sie mit zwei von ihm neu entdeckten freilebenden Formen (*Hypotrichina circinnata* und *H. sicula*) in seine Gattung *Hypotrichina* ein, und nennt die von Repiachoff in Triest vorgefundene Form *Hypotrichina tergestina* und dessen Marseiller Form *H. marsiliensis*, wobei er jedoch kein gemeinsames Merkmal dieser Parasiten mit den beiden freilebenden Arten anführt. Wie übrigens der Name »*Hypotrichina*« andeutet, dürfte dem genannten Forscher als solches die auf die Bauchseite beschränkte Bewimperung ausschlaggebend erschienen sein.

Ein Blick auf die innere Organisation unserer Formen beweist aber, dass sie mit *Hypotrichina circinnata* und *H. sicula* in keiner Weise verwandt erscheinen.

Im Gegensatze zu Repiachoff, der die eine Form in Triest, die andere in Marseille aufgefunden hatte, traf ich beide Formen in einer und derselben Sendung Nebalien aus Triest, und zwar nicht selten beide Formen an einem und demselben Wirthe.

Genostoma tergestinum (Calandruccio).

(Taf. II, Fig. 8—12.)

Die Länge des Thieres beträgt im konservirten Zustande ca. 0,6 mm. Der Körper ist drehrund, erreicht etwas hinter der Körpermitte seine größte Breite von fast 0,1 mm und verjüngt sich von hier allmählich nach beiden Körperenden (Taf. II, Fig. 8)[2]. Das Vorderende kann trichterförmig eingezogen werden, während die übrige Körperoberfläche in kontrahirtem Zustande mit gleichartigen, an die Ringelung eines Blutegels erinnernden Ringfältchen versehen erscheint.

Das Thier ist durchsichtig und gelblich gefärbt, etwas lichter als der Chitinpanzer der Nebalien.

Es entbehrt auf dem größten Theile seiner Körperoberfläche der Bewimperung. Dieselbe ist auf ein ovales, die Bauchseite einnehmendes Feld beschränkt, welches sich am vorderen Körperende durch eine stark vorspringende Hautfalte (Taf. II, Fig. 9 *hf*) von den unbewimperten Seiten und Rückentheilen abgrenzt und nach rückwärts bis in die Gegend des Pharynx reicht[3]. Die Cilien (*ci*) haben eine Höhe von 3,5 μ.

---

[1] l. c.

[2] Diese Figur erscheint viel breiter, da sie nach einem Quetschpräparate angefertigt ist.

[3] W. Repiachoff, l. c. Zool. Anz. 7. Jahrg. Leipzig 1884. p. 717.

Das Epithel trägt eine deutliche Cuticula, enthält aber keinerlei Stäbchen.

Der Hautmuskelschlauch scheint, wenigstens nach dem, was ich am konservirten Thiere gesehen habe, sehr schwach entwickelt zu sein.

Im vordersten Körpertheile liegen zahlreiche in Eosin sich dunkelroth färbende Hautdrüsen (Fig. 8 und 9 *hdr*), die über und unter dem Gehirne nach vorn ziehen und am vorderen Körperpole münden.

Mesenchymatöses Gewebe finden wir am reichlichsten zwischen Gehirn und dem vorderen Körperpole, sowie um den Ösophagus. An einzelnen Stellen, besonders nahe dem Vorderende, zeigt es eine faserige Struktur, während es an anderen Stellen ein granulirtes Aussehen aufweist. Zellgrenzen ließen sich an demselben nicht erkennen, doch fanden sich zahlreiche ovale Kerne, deren Länge ca. 5 μ und Breite ca. 4,2 μ betrug, in die Grundsubstanz eingelagert.

Das Gehirn (Fig. 9 *gl*) liegt dicht vor den Hoden in einer Entfernung von 0,1 mm vom vorderen Körperpole.

Der Mund (Fig. 9 *o*) liegt genau am hinteren Körperende und führt in eine geräumige Schlundtasche (Fig. 9 *pht*), welche zugleich als Atrium genitale fungirt. Der nach hinten gerichtete Pharynx (Fig. 8 und 9 *ph*), dessen Längsachse in die des Körpers fällt, besitzt nicht die typische Tonnengestalt, indem er von vorn nach hinten erheblich an Breite abnimmt. Aus diesem Grunde möchte ich ihn nicht nach dem Vorgange von REPIACHOFF[1] »cylindrisch« nennen. Sowohl die äußere Fläche des Pharynx wie das Lumen ist von einem dünnen, kernlosen Epithel ausgekleidet, wie es uns schon von *Mesostoma cuénoti* bekannt geworden ist. Die innere Ringmuskelschicht bildet sowohl am Pharynx- wie am Darmmunde starke Sphinkteren, auch die Radiärmuskulatur ist kräftig entwickelt. Drüsen fehlen.

An den Pharynx schließt sich ein von Ring- und Längsmuskeln umgebener und von einem niederen Epithel ausgekleideter, ziemlich langer Ösophagus (Fig. 9 *oe*) an.

Der Darm reicht bis gegen die Mitte der beiden Hoden nach vorn und liegt seiner Hauptmasse nach im zweiten Körperdrittel (Fig. 8 und 9 *d*), wobei er links und rechts von Geschlechtsorganen flankirt wird. Auf der Dorsal- und Ventralseite dagegen grenzt er an das Integument, und zwar ventral mit einer breiteren Fläche als dorsal. Bei jugendlichen Individuen fand REPIACHOFF den Darm fünflappig[2].

---

[1] Zool. Anz. 11. Jahrg. Leipzig 1888. p. 142.

[2] Ebenda. 7. Jahrg. Leipzig 1884. p. 718.

Der Geschlechtsapparat wurde schon von Repiachoff im Großen und Ganzen richtig beschrieben, doch bedürfen seine Beobachtungen mancher Ergänzung und Präcisirung.

Die beiden rundlichen Hoden (Fig. 8 und 9 *te*) liegen zur Hälfte im ersten, zur Hälfte im zweiten Körperdrittel zu beiden Seiten des Darmendes, was schon Repiachoff ganz richtig hervorhebt.

Hinter dem Hoden finden sich zwei mächtige Sperma führende Blasen (Fig. 8 *sb*), die nahezu das ganze zweite Körperdrittel durchziehen und seitlich bis an den Hautmuskelschlauch reichen. Dieser der Muscularis anliegende Theil der Blasenwandung wird durch Einkerbungen gewöhnlich in vier stumpfe Lappen getheilt. Eine Verbindung dieser Blasen mit den Hoden konnte nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden, doch schien mir eine solche sehr wahrscheinlich. Repiachoff erwähnt von diesen Organen nichts. Sie dürften als »äußere« Samenblasen[1] zu bezeichnen sein.

Am Penis selbst (Fig. 8 *p*, Fig. 10) unterscheiden wir zunächst eine »innere« ovale Vesicula seminalis (*vs*), welche die beiden Vasa deferentia (Fig. 8 *vd*) aufnimmt. Die Wandung des die Samenblase verlassenden Ductus seminalis weist am Quetschpräparate anscheinend eine homogene, ziemlich stark lichtbrechende, verdickte Partie (*vp*) auf, welche sich aber auf meiner Schnittserie, wo dieselbe am Querschnitte getroffen ist, als aus neun Theilen zusammengesetzt erweist, von denen jeder von einer eigenen dünnen Lamelle umhüllt wird und eine äußerst feinkörnige, fast maschig angeordnete Masse enthält. Vielleicht stellt sie accessorisches Drüsensekret dar, und wir hätten dann ähnliche Verhältnisse, wie wir sie später bei *Urastoma fausseki* in viel prägnanterer Form wiederfinden. Da und dort, jedoch selten, findet man je ein ovales, dieser Lamelle angelagertes kernartiges Körperchen. Leider gebrach es mir an der hinreichenden Zahl von lebenden Thieren, um diese Verhältnisse am frischen Objekte eingehend studiren zu können.

Der Penis endet in einem scharfen, vom Lumen des Ductus ejaculatorius durchbohrten Stachel (*st*), welcher von einer in die dorsale Wand der Pharyngealtasche vorragenden Penisscheide (*ps*) umgeben wird. In der Gegend des Stachels münden zahlreiche, hinter den Keimstöcken gelegene accessorische Drüsen (Fig. 8 *krd*).

Die Spermatozoen sind fadenförmig.

Der weibliche Geschlechtsapparat ist sehr einfach gebaut, er

[1] L. v. Graff, Monographie der Turbellarien. II. Tricladida terricola. Leipzig 1899. p. 163.

besteht nur aus zwei Keimdotterstöcken, welche durch eine gemeinsame Vagina in die Pharyngealtasche münden. Weibliche Hilfsorgane fehlen.

Der vordere nur Dotterzellen enthaltende Theil der Keimdotterstöcke (Fig. 8 *dz*) ist tief gelappt, paarig und erstreckt sich ungefähr so weit wie der Darm nach vorn, manchmal auch über denselben. Die hinteren als Keimstöcke fungirenden Partien (*kz*) der weiblichen Geschlechtsdrüsen setzen sich von den als Dotterstöcke fungirenden Theilen als ein Paar größerer Lappen ab, vereinigen sich jedoch, wie es an meiner Schnittserie den Anschein hatte, in der Medianlinie zu einem ovalen, von starken Ringmuskeln umgebenen gemeinsamen Endabschnitte (Fig. 11 *kz,*), welcher durch den gleichfalls muskulösen Ductus communis (*dc*) in den vordersten Theil der Pharyngealtasche mündet, und zwar an der Dorsalseite, neben der Penisscheide.

Die merkwürdigste Eigenthümlichkeit des Thieres bilden zwei, auch von Repiachoff[1] beschriebene, beiläufig in der Körpermitte an der Ventralseite etwas hinter den Hoden gelegene Gebilde (Fig. 8 *x* und Fig. 12), über deren Zweck und Funktion ich nicht ins Klare kommen konnte. Ich erhielt jedoch den Eindruck, als ob sie mit den Dotterstöcken in Verbindung ständen[2]. Sie sind sehr widerstandsfähig und dürften wenigstens zum Theil aus einer Chitin-ähnlichen Substanz bestehen. Das Organ beginnt mit einer aus neun kugeligen Zellen bestehenden Rosette (Fig. 12 *a*). Jede dieser Zellen sitzt mittels eines dünnen Stieles einem kurzen Rohre (*b*) auf, welches sich bald zu einer fast kugelförmigen Blase (*c*) erweitert und schließlich in einen schwach **S**-förmig gebogenen Kanal (*d*) übergeht. Dieser endigt im Mittelpunkte eines kreisförmigen, eine schwache, radiale Streifung aufweisenden Gebildes (*e*). An der Schnittserie waren diese Dinge nur mangelhaft erhalten und erschienen mit Eosin sehr stark gefärbt. Jede der kugeligen Zellen scheint von einer granulirten Masse erfüllt zu sein und führt einen ovalen Kern mit großem Nucleolus.

Am lebenden Thiere sah Herr Prof. Dr. Böhmig die in Fig. 8 mit *e* bezeichneten Kanäle, welche jedoch nicht weiter verfolgt wer-

[1] Zool. Anz. 7. Jahrg. Leipzig 1884. p. 718.

[2] Sollten diese Gebilde zwischen dem weiblichen Geschlechtsapparate und dem Darme eine Verbindung herstellen, so hätten wir hier ähnliche Verhältnisse, wie sie v. Graff bei *Rhynchodemus terrestris* konstatirte (Monographie der Turbellarien. II. Tricladida terricola. Leipzig 1899. p. 236). Allerdings anastomosirt bei dieser Land-Triclade nicht der Dotterstock, sondern der Uterus mit dem Darme.

den konnten. Es ist wahrscheinlich, dass dieselben Hauptstämme des Exkretionsapparates darstellen.

Merkwürdig ist die Kriechweise dieser Thiere, welche lebhaft an die der Spannerraupen erinnert.

Genostoma marsiliense (Calandruccio).
(Taf. II, Fig. 13—15.)

Die Länge des lebenden ausgestreckten Thieres beträgt 0,35—0,38 mm, dessen Breite ca. 0,09 mm. Es ist von länglicher Gestalt mit fast kugelig abgerundetem, dickem Hintertheile, während es nach vorn sich allmählich verschmälert und am Vorderende eine fast ebene Stirnfläche bietet (Taf. II, Fig. 13). Farbe und Durchsichtigkeit verhalten sich genau wie bei der vorhin beschriebenen Art.

Das Thierchen ist gleichfalls nur an der Bauchseite bewimpert, es fehlt ihm aber die konstante Hautfalte am vorderen Körperende. Bei der Kontraktion legt sich die Haut des Thieres in mehrere Querrunzeln, doch nicht in der regelmäßigen Weise wie bei *Genostoma tergestinum* (Taf. II, Fig. 14). Nahe dem Vorderende des Thieres und symmetrisch zur Mittellinie des Körpers finden sich zwei helle Flecken (Fig. 13 *rh*), die sich, sobald das Thier gequetscht wird, in eine Anzahl von stäbchenförmigen Gebilden auflösen.

Die Mundöffnung liegt nach der Beobachtung REPIACHOFF's[1], die ich bestätigen zu können glaube, nicht genau am Hinterende, sondern ist etwas gegen die Ventralseite verschoben.

Der Pharynx (Taf. II, Fig. 13 *ph*), dessen Länge 47,5 und Breite 14,5 μ beträgt, ist ähnlich gestaltet wie bei der eben beschriebenen Form[2] und enthält auch hier keinerlei Drüsen. An seiner Basis bemerkt man jedoch die Ausführungsgänge zahlreicher, die Pharyngealtasche umgebender Drüsen (*phd*), und zwar liegen deren erweiterte und sich papillenförmig erhebende Mündungen (*m*) an jener Stelle der Pharyngealtasche, wo sich deren Wandung an den Pharynx anlegt.

Der Darm (*d*) nimmt wie bei *Gen. tergestinum* das zweite Körperdrittel für sich in Anspruch. Er trägt mehrere stumpfe Lappen und zwar sendet er je zwei nach rechts und links, während sein Vorderende durch zwei Kerben in drei Lappen zerlegt wird. Das Darmepithel erscheint stark vacuolisirt, wobei sich das Plasma netzförmig

---

[1] l. c. Zool. Anz. 11. Jahrg. Leipzig 1888. p. 142.

[2] Nach REPIACHOFF besäße er jedoch eine »typische Tonnengestalt«. l. c. p. 142.

anordnet und an den Vereinigungspunkten der einzelnen Stränge häufig Kerne führt (Fig. 15).

Die Hoden (Fig. 13 *te*) liegen als ovale Gebilde seitlich im zweiten Körperdrittel und zwar der eine vor dem als Keimstock fungirenden Theile des Keimdotterstockes, der andere vor der einfachen »äußeren« Samenblase (*sb*). Letztere ist eine mehr oder weniger kugelförmige Blase mit sehr engem Ausführungsgange. Die mächtig entwickelten Körnerdrüsen (*krd*) liegen hinter den Hoden im letzten Körperdrittel. Ihr Sekret sammelt sich in zwei ansehnlichen Ausführungsgängen, welche von links und rechts an den Penis herantreten und gleich wie der gemeinsame Ductus seminalis (*ds*) in denselben von vorn her einmünden[1]. Die den Penis umhüllende Penistasche (*ps*) steht mit dem vordersten (basalen) Theile der Pharyngealtasche in Verbindung. Ein chitinöses Kopulationsorgan, wie es bei *Genostoma tergestinum* vorhanden, fehlt hier.

Die Keimdotterstöcke (*kdst*) bestehen aus einem vorderen Dotterzellen bildenden Theile, der sich gabelig in zwei, mitunter stumpf gelappte Äste theilt. Unterhalb der Vereinigungsstelle der beiden Äste sitzt ihnen der unpaare, rundliche Lappen des Keimstockes auf, der, wie es scheint, je nach dem Individuum mehr oder minder deutlich vom Dotterstocke abgesetzt sein kann. Wie der männliche, so mündet auch der weibliche Geschlechtsapparat in die Pharyngealtasche, wo sich deren Wandung an den Pharynx anlegt.

An einem stark gequetschten Exemplare konnte ich eine eigenthümliche Zeichnung wahrnehmen. Es schien nämlich aus dem letzten Körperdrittel zu beiden Seiten je ein allmählich an Breite zunehmender Kanal gegen das Vorderende zu verlaufen und sich hier zu einem medianen Hauptstamme zu vereinigen, der vom Vorderende in der Richtung gegen die Pharyngealtasche zurückverlief und dort verschwand. Wenigstens konnte ich ihn nicht weiter verfolgen. Möglicherweise handelt es sich hier um die Hauptstämme des Exkretionsorgans.

Auf dem Wirthe bewegt sich das Thier ähnlich wie *Genostoma*

---

[1] Alle diese zum männlichen Geschlechtsapparate gehörigen Theile scheint auch Repiachoff gesehen zu haben (Zool. Anz. 11. Jahrg. Leipzig 1888. p. 143), doch war ihm ihre Bedeutung nicht immer klar. Die paarigen Körnerdrüsen führt er zwar ganz richtig als zum Geschlechtsapparate gehörig an, nennt dagegen die Samenblase »eine ziemlich langgestielte Blase von unbekannter Bedeutung« und scheint den Penis für »eine unpaare, asymmetrische Drüse« gehalten zu haben. Die Einmündung des Kopulationsapparates in die Pharyngealtasche konstatirte er an Längsschnitten.

tergestinum, wird es dagegen von ihm getrennt, so schwimmt es lebhaft umher, wobei es mit dem Vorderende nach allen Seiten umhertastet.

Genus Urastoma nov. gen.

Bewimperung gleichmäßig über den ganzen Körper verbreitet. Mundöffnung am hinteren Körperpole. Getrennte Keim- und Dotterstöcke. Die Ausführungsgänge des männlichen und weiblichen Geschlechtsapparates münden in den ausführenden Theil der Pharyngealtasche.

Urastoma fausseki n. sp.

(Taf. III, Fig. 1—8.)

Die Länge der konservirten Thiere schwankte zwischen 0,48 und 0,59 mm, die Breite derselben zwischen 0,25 und 0,31 mm. Der drehrunde Körper ist von plumper, beinahe eiförmiger Gestalt und erscheint am Vorder- und Hinterende abgerundet.

Das Epithel besteht aus platten 4 bis 5 μ hohen Zellen, welche mit ungefähr eben so langen Cilien besetzt sind. Die linsenförmigen Kerne dieser Zellen sind von einer auffallend variablen Größe; ihre Breite schwankte zwischen 5,45 und 19,80 μ, ihre Dicke zwischen 2,25 und 4,9 μ. Ein deutliches Kerngerüst war meistens vorhanden, eben so ein ansehnlicher Nucleolus von ca. 2 μ Durchmesser. In der äußeren Hälfte der Epithelzellen finden sich massenhaft kleine Rhabditen.

Die Basalmembran und der Hautmuskelschlauch sind hier schwach entwickelt. Letzterer setzt sich aus je einer Lage äußerer Ringmuskeln und innerer Längsmuskeln zusammen.

Sehr mächtig sind bei unserer Species die Hautdrüsen zur Entwicklung gelangt (Taf. III, Fig. 1, 2, 3 und 4 *hdr*). Sie weisen meist einen ziemlich fein granulirten Inhalt auf, der sich bald mehr, bald weniger mit Hämatoxylin oder Eosin tingirt. Speciell im Kopftheile des Thieres finden sich zahlreiche Schleimdrüsen mit violett gefärbtem, fast homogen erscheinendem Inhalte, während bräunlich tingirte, sehr grobkörnige Drüsen sowohl in der Nähe des Vorderwie des Hinterendes vorkommen und vielleicht die Stäbchendrüsen darstellen.

Andere Hautdrüsen liegen an den Seiten des Thieres unter dem Integumente oder sind als große kugelige Gebilde tief in die Dotterstöcke eingesenkt. Am zahlreichsten finden sie sich in der Augen-

gegend. Ihre Kerne sind meist von rundlicher, manchmal ovaler Gestalt und besitzen im Allgemeinen einen Durchmesser von 8 bis 9 μ.

Sehr verschieden verhalten sich die übrigen parasitischen Turbellarien bezüglich der Hautdrüsen. Während sie z. B. bei *Graffilla muricicola*[1] gänzlich fehlen, finden wir sie bei *Syndesmis echinorum*[2] in sehr beschränkter Zahl an der Bauchseite, bei *Graffilla brauni*[3] ziemlich zahlreich im Kopftheile des Thieres und endlich bei *Graffilla tethydicola*[1] am ganzen Körper so massenhaft, dass sie fast das ganze Mesenchym verdrängen.

Das Gehirn (Fig. 1 *gl*) besteht aus zwei durch eine starke Kommissur verbundenen Ganglien, von denen jedes ein Auge trägt (Fig. 1 und 2 *au*). Der Belag von Ganglienzellen ist nicht ganz kontinuirlich, da er sich gegen die Medianlinie zu nur mehr auf wenige Zellen beschränkt. Um die beiden Punktsubstanzballen erreicht dagegen die Ganglienzellenschicht eine ziemlich bedeutende Mächtigkeit, wobei ich jedoch bemerken möchte, dass an meinen Präparaten nur die Ganglienzellenkerne erkannt werden konnten, während von den Zellleibern fast gar nichts zu sehen war. Von dieser Ganglienzellenschicht nehmen nun mehrere Bündel feiner in Hämatoxylin grau oder bläulich gefärbter Fäserchen ihren Ursprung (Fig. 1 und 2 *fb*), welche zwischen den Hautdrüsen gegen das Integument verlaufen und sich knapp unterhalb desselben in mehrere Ästchen theilen, die ich stellenweise unter dem Integument ein Stück weit verfolgen konnte. Möglicherweise handelt es sich hier um einen subcutanen Nervenplexus, denn ich sah mitunter zarte Fasern an die Epithelzellen herantreten.

Die beiden Augen (Taf. III, Fig. 1 und 2 *au*), deren gegenseitige Entfernung am konservirten Thiere durchschnittlich 60 μ beträgt, setzen sich aus einem Pigmentbecher (*pib*), einem linsenförmigen Körper (*l*) und aus Zellen zusammen, welche den Retinakolben anderer Turbellarien[4] ähneln. Ersterer gleicht einer sehr dickwandigen Schale mit nach außen gerichteter Höhlung und besteht aus kugeligen, braunen, stark lichtbrechenden Pigmentkörnchen, deren Durchmesser

---

[1] L. Böhmig, Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien. I. Das Genus *Graffilla* v. Ihering. Diese Zeitschr. Bd. XLIII. Leipzig 1886. p. 295.

[2] A. Russo, Sulla morfologia del Syndesmis echinorum Francois. Ricerche fatte nel laboratorio di Anatomia normale della R. Università di Roma ed in altri Laboratori biologici. Vol. V. Fasc. 1. Roma 1895. p. 58.

[3] F. Schmidt, Graffilla brauni n. sp. In: Archiv für Naturgesch. 52. Jahrg. Berlin 1886. p. 308.

[4] L. Böhmig, Untersuchungen. II. p. 267.

2,2 μ beträgt. Am ventralen Theile seiner Außenwandung bemerkte ich fast regelmäßig einen Kern.

In dem von der Linse nicht ausgefüllten Theile der Pigmentbecherhöhlung findet sich eine graue »Zwischensubstanz«.

Ich habe hier den Ausdruck »Linse« gebraucht, obwohl allen jenen Organen, die früher als »echte Linsen« beschrieben wurden, diese Bezeichnung, wie namentlich BÖHMIG[1] und HESSE[2] dargethan haben, nicht zukommt. In unserem Falle handelt es sich jedoch um einen ovalen, stark lichtbrechenden, glasartigen Körper, der mit keiner Nervenfaser in Verbindung steht. Auch erscheint die Linse, abgesehen von einzelnen, hier und da auftretenden Furchen vollständig homogen, hat also mit jenen »linsenförmigen Zellen«, welche BÖHMIG[3] für *Plagiostoma girardi* und *Vorticeros auriculatum* beschreibt und abbildet, nichts gemein, da dieselben nicht nur in der äußeren Form und Struktur abweichend gestaltet sind, sondern auch ganz außerhalb der Pigmentbecherhöhlung liegen. BÖHMIG giebt ferner an, dass sich das Plasma der Linsenzellen ungemein schwach färbe, während sich die Linse unserer Form ziemlich stark färbt und sich durch ihren Glanz schon bei Anwendung der schwächsten Vergrößerung leicht erkennbar macht. Ihre Länge schwankt zwischen 8,4 und 12,3, ihre Breite zwischen 7,3 und 7,6 μ.

Der konvexen Seite des Pigmentbechers angelagert, jedoch deutlich von der Marksubstanz des Gehirnganglions getrennt, konnte man an einem Schnitte zwei halbmondförmige Gebilde wahrnehmen, die vielleicht die Retinazellen des Auges darstellen. In diesem Falle wären sie jedoch stark rückgebildet. Im Inneren sind die Zellen licht und homogen, lassen dagegen an ihrem Rande eine leichte radiäre Strichelung erkennen. Die Länge der einen Zelle betrug 24,5, die die der anderen 21 μ.

Die genau am hinteren Körperende gelegene Mundöffnung (Taf. III, Fig. 4 *o*), welche zugleich als Geschlechtsporus dient, führt in eine wohlausgebildete, durch eine Einschnürung in zwei Theile zerfallende Pharyngealtasche, deren vorderer, weit geräumigerer Abschnitt den Pharynx aufnimmt, während in den verengten mittleren Theil an der Ventralseite zunächst der weibliche und dicht hinter ihm der männliche Geschlechtsapparat mündet.

---

[1] Untersuchungen, II. p. 259.

[2] R. HESSE, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. II. Die Augen der Plathelminthen etc. Diese Zeitschr. Bd. LXI. Leipzig 1897. p. 552.

[3] Untersuchungen. II. p. 266.

Der Pharynx (Fig. 4 *ph*) hat annähernd Tonnengestalt und weist an Schnitten die typische Muskelschichtenfolge des Pharynx doliiformis auf. Auch erscheint die innere Muscularis erheblich stärker als die äußere. Durch eine Art Diaphragma (Fig. 4 *ml*), welches, wie mir scheint, aus einer Schicht äußerst feiner Ringmuskeln und einer Schicht eben so zarter Längsmuskeln besteht, wird der Pharynxbulbus in zwei Partien getrennt, von denen die hintere von zahlreichen Radiärmuskeln (*ph*) durchzogen wird, während die vordere der Radiärmuskeln entbehrt und nur große Drüsenzellen (*phd*) enthält.

Die Mündungsstelle der eben erwähnten Drüsen konnte ich nicht mit voller Sicherheit feststellen. Am wahrscheinlichsten schien mir, dass dieselben an jener Stelle in die Pharyngealtasche einmünden, wo die Wandung derselben sich an den Pharynx anlegt. Ausgeschlossen erscheint mir, dass sie sich in das Pharyngeallumen öffnen. An letzterem lässt sich konstant ein erweiterter hinterer und ein verengter vorderer Theil unterscheiden. Von dem die Außenfläche des Pharynx, sowie dessen Lumen auskleidenden kernlosen Epithel (*ep*,) gilt dasselbe, was ich schon oben über das Pharynxepithel von *Mesostoma cuénoti* und *Schultzia adriatica* sagte. An dem vorderen Theile des Pharynx inseriren sich zahlreiche Retraktormuskeln und verlaufen andererseits zum Hautmuskelschlauche.

Der Darm (Fig. 1, 3 und 4 *d*) nimmt den größten Theil des Körpers in Anspruch und reicht bis unter das Gehirn nach vorn, doch wird seine Gestalt, bei voller Entwicklung der Geschlechtsorgane, durch diese letzteren stark beeinflusst.

Zwischen den verschiedenen Organen trifft man häufig ansehnliche, meist zu Gruppen von zwei bis drei Stück vereinigte Zellen (Fig. 3 und 5 *mz*) von birnförmiger Gestalt mit großen Kernen und sehr intensiv gefärbtem Protoplasma, deren Länge ungefähr 34 und Breite 11,5 μ beträgt. Seltener sind kleinere Zellen (Fig. 5 *mz'*) von mehr spindelförmiger Gestalt. Sie entsenden Ausläufer, welche sich den einzelnen Organen wie den Keimstöcken der Samenblase oder dem Darme anschmiegen und es scheint mir, dass dadurch, wenn auch unvollständige Hüllen um die verschiedenen Organe gebildet werden. Ob diese Zellfortsätze mit einander anastomosiren, vermag ich nicht zu sagen. Immerhin dürften dieselben eine Art Reticulum bilden, welches den ganzen Körper durchzieht und die Organe von einander trennt; mit anderen Worten: ich fasse diese Elemente als ein mesenchymatöses Gewebe auf, das dann allerdings einen viel einfacheren Bau zur Schau tragen würde, als bei anderen parasitischen

Vorticinen, wie *Graffilla muricicola*[1] und *brauni*[2], sowie *Anoplodium parasita*[3] und *Syndesmis echinorum*[4], indem die Zellen eine große Selbständigkeit besitzen würden. Zuweilen sehen diese Zellen allerdings Drüsenzellen recht ähnlich und es ist schwierig, bezüglich ihrer Funktion eine Behauptung aufzustellen, besonders wenn es nicht möglich ist, den Fortsatz der Zellen zu verfolgen. Es wäre auch nicht ausgeschlossen, dass es sich hier um Myoblasten handelt.

Ein eigenes Atrium genitale fehlt, da sowohl die männlichen als die weiblichen Geschlechtsdrüsen sich in den ausführenden Theil der Pharyngealtasche öffnen.

Die beiden ovalen Hoden liegen zwischen Hautmuskelschlauch, bezw. den Hautdrüsen und den Dotterstöcken. Sie beginnen im ersten Körperdrittel, reichen jedoch noch in das zweite, um allmählich in die Vasa deferentia überzugehen, die ich jedoch nicht in ihrem ganzen Verlaufe zu verfolgen vermochte.

Der stets ventral gelegene, rings von Körnerdrüsen umgebene Penis (Fig. 6 und 7) stellt einen ovalen Sack dar, welcher durch ein Diaphragma (Fig. 6 *dp*) in zwei sehr ungleich große Partien getheilt wird. Der vordere, weitaus geräumigere Theil enthält die Samenblase (Fig. 5 und 6 *vs*) mit dem Kornsekrete ($ks_{,}$ und $ks_{,,}$) und das Kopulationsorgan (*de*). Der hintere, erheblich kleinere, umschließt einen eigenthümlichen, rundlichen, homogen erscheinenden Körper (*k*). An manchen Schnitten hat es nun den Anschein, als besitze derselbe an der Ventralseite eine rinnenförmige Vertiefung, an anderen hinwiederum scheint derselbe von einem trichterförmig sich verengenden Kanale (*c*) in der Mitte durchbohrt zu sein.

Am Kornsekrete können wir zwei Sorten unterscheiden. Die eine etwas feiner granulirte ($ks_{,}$) erscheint in Form einer kreisrunden, in der Mitte durchbohrten Scheibe, die andere, gröber gekörnte ($ks_{,,}$) sammelt sich in sieben oder mehr, den Ductus ejaculatorius rosettenförmig umgebenden Packeten, von denen jedes eine äußerst feine äußere Längs- und innere Ringmuskellage besitzt (Fig. 6 *m*).

Der Ductus ejaculatorius stellt einen engen Kanal dar, dessen Wandung sieben längsverlaufende Verdickungen aufweist (Fig. 7 *de*).

Der ganze Kopulationsapparat steht durch einen kurzen Kanal

---

[1] L. Böhmig, Untersuchungen. I. p. 297.
[2] F. Schmidt, l. c. p. 307.
[3] L. v. Graff, Monographie. I. p. 71.
[4] A. Russo, l. c. p. 52.

mit dem verengten Theile der Pharyngealtasche in Verbindung, indem er auf der Ventralseite in dieselbe einmündet.

Da Uterus und weibliche Hilfsapparate vollständig fehlen, besteht der weibliche Geschlechtsapparat nur aus Keim- und Dotterstöcken.

Die beiden Keimstöcke (Fig. 3 und 4 *kst*) liegen in der zweiten Körperhälfte, wo sie eine seitliche und ventrale Lage einnehmen, um sich in der Medianlinie der Bauchseite dicht unter dem Hautmuskelschlauche zum Eileiter zu vereinigen (Fig. 4 *dc*), welcher auch die Dotterstöcke aufnimmt und knapp vor dem Ausführungsgange des männlichen Geschlechtsapparates in die Pharyngealtasche einmündet.

Das Plasma der Eizellen färbt sich ziemlich stark und erscheint fein gekörnt. Der große lichte Kern ist von ovaler Form und schwankt in seiner Länge zwischen 26 und 29 μ, in seiner Breite zwischen 20 und 22 μ. Der Durchmesser des kugeligen Nucleolus beträgt 4,6 bis 5,1 μ. Dieser letztere wird von einem schmalen, hellen Hofe umgeben. Er zeigt eine vom Nucleolus ausgehende radiäre Streifung, wie sie Böhmig[1] an den Eikeimen von *Plagiostoma girardi* vorgefunden hat. Im Inneren des Nucleolus der Eikerne tritt meist eine große, etwas excentrisch gelegene, helle Blase auf (Fig. 8 *B*, *bl*), um welche gewöhnlich eine Anzahl kleinerer Bläschen ($bl_,$) gruppirt erscheinen. Wo die große Vacuole fehlt, treten die kleineren um so zahlreicher auf (Fig. 8 *A*, $bl_,$) oder es können zwei ungefähr gleich große Blasen im Nucleolus vorkommen, während die kleineren ganz fehlen.

Zwischen den achromatischen Bläschen eingestreut, finden sich in der dunkeln Grundmasse häufig einige noch dunklere Punkte (Fig. 8 *A*, *ns*).

Diese Erscheinungen deuten jedenfalls darauf hin, dass sich in dem Nucleolus Substanzveränderungen und Umlagerungen vollziehen, welche in Beziehung stehen zu Veränderungen, welche sich in der, der Reife entgegengehenden Ovocyte selbst abspielen.

Neben dem Hauptkerne liegen im Plasma der Keimzelle zerstreut oft sehr kleine, in der Entwicklung zurückgebliebene Zellkerne mit Nucleolus (Fig. 3 n_1). Sie rühren von kleineren Eikeimen her, die im Laufe des Wachsthums von den größeren aufgenommen wurden[2].

Die stark gelappten Dotterstöcke (Fig. 3 und 4 *dst*) sind neben dem Darme die umfangreichsten Organe und umkleiden letzteren

---

[1] Untersuchungen. II. p. 318 f.

[2] L. v. Graff, Die Organisation der *Turbellaria acoela*. Leipzig 1891. p. 47.

nahezu in seinem ganzen Verlaufe von allen Seiten, abgesehen von jenen Stellen, an denen er durch die Keimstöcke flankirt wird.

Ob die beiden Dotterstöcke getrennt bleiben oder durch Anastomosen verbunden sind, konnte ich nicht mit Bestimmtheit ermitteln. Wahrscheinlicher schien mir das letztere, wie es ja unter den parasitischen Vorticinen auch bei den *Graffilliden*, besonders ausgezeichnet bei *Graffilla buccinicola*[1], der Fall ist.

Die mir von Herrn Prof. Dr. Böhmig überlassenen konservirten Thiere stammten aus der Mantelhöhle von *Mytilus edulis* L. aus dem Weißen Meere (Solowetzkischer Meerbusen) und waren Herrn Prof. Dr. Böhmig von Herrn Dr. W. Faussek (St. Petersburg) eingesandt worden.

Genus Collastoma nov. gen.

Entoparasitische Vorticinen mit Pharynx doliiformis, kompaktem, unpaarem Hoden, paarigen Keim- und Dotterstöcken und großer, mit dem Eileiter kommunicirender Bursa seminalis. Der Eihälter stellt nur einen Theil des Atrium genitale dar.

Collastoma monorchis n. sp.

(Taf. III, Fig. 9—13, Textfig. 3.)

Durch Herrn Hofrath Professor Dr. v. Graff wurden mir einige konservirte Exemplare dieses der Familie der Vorticiden angehörigen parasitischen Turbellars aus dem Darme von *Phascolosoma vulgare* Dies. zur Untersuchung übergeben. Dieselben waren von Herrn L. Cuénot (Nancy) eingesandt, der sie in Roscoff gesammelt hatte.

Die Länge des Thieres betrug in konservirtem Zustande ca. 1 mm, die größte Breite, welche das Thier um die Körpermitte erreicht, ca. 0,5—0,75 mm. Der Körper ist vorn abgerundet, hinten stumpf zugespitzt (Taf. III, Fig. 9). Der Rücken des Thieres erscheint halbkugelförmig gewölbt, die Bauchseite abgeplattet und die ganze Oberfläche gleichmäßig mit 6 μ langen Wimpern besetzt.

Abgesehen von der nahe dem Vorderende gelegenen Mundöffnung (Taf. III, Fig. 9 *o*) und der dem Hinterende sehr genäherten Geschlechtsöffnung (*pg*) ließen sich am konservirten Thiere ohne weitere Behandlung nur die Dotterstöcke (*dst*) erkennen und in ihrem ganzen Verlaufe verfolgen.

[1] H. Lister Jameson. Additional notes on the Turbellaria of the L. M. B. C. District. Trans. L'pool biol. Soc. Vol. XI. 1897. Taf. V, Fig. 4.

Weiteren Einblick in die Organisation des Thieres konnte ich mir nur durch die Schnittmethode verschaffen.

Das Körperepithel besteht aus polyedrischen, 7 bis 8 μ hohen Zellen, deren jede eine dicke, doppelt kontourirte Cuticula trägt. Von der Fläche gesehen, erweisen sich die Epithelzellen als »Riff-« oder »Stachelzellen« mit sehr regelmäßig angeordneten Plasmafortsätzen. Der rundliche oder etwas abgeplattete Kern liegt stets im basalen Theile der Zelle und hat höchstens einen Durchmesser von 3,65 μ. Das Plasma der Zellen erscheint ziemlich fein gestreift, wenn auch nicht in so prägnanter Weise, wie ich es für *Mesostoma cuénoti* erwähnt habe. Stäbchen fehlen.

Die Basalmembran ist wie bei den *Graffilliden* sehr zart.

Auch der Hautmuskelschlauch ist nur schwach entwickelt und besteht aus je einer Lage Ring- und Längsmuskeln, besonders sind die letzteren wegen ihrer Zartheit schwer wahrzunehmen. Dagegen ist die dorsoventrale Muskulatur zu beiden Seiten des Schlundes und im letzten Körperdrittel zu beiden Seiten der Bursa seminalis (Fig. 13 *mdv*) stark entwickelt.

Hautdrüsen fehlen dem Thiere vollständig.

Um so stärker gelangt das Mesenchymgewebe zur Entfaltung (Fig. 12 und 14 *m*). Die histologische Zusammensetzung dieses Gewebes bei entoparasitischen Turbellarien wie *Anoplodium parasita* und *Graffilla muricicola* wurde namentlich durch v. Graff[1] und Böhmig[2] festgestellt. Die bei unserer Form obwaltenden Verhältnisse stimmen, so weit sie sich überhaupt an meinen Präparaten verfolgen ließen, mit den von Böhmig bei *Graffilla muricicola* und von Schmidt[3] bei *Graffilla brauni* konstatirten Befunden vollkommen überein.

Die in Fig. 12 und 14 ersichtlichen großen, dorsalen Höhlungen (*H*) sind als Kunstprodukte zu betrachten, welche bei der Konservirung des Thieres entstanden sind.

Das Gehirn besteht aus zwei unscheinbaren, durch eine Kommissur verbundenen Ganglien und liegt vor dem Schlunde. Die Ganglienzellenschicht ist sehr wenig ausgebildet, indem sie an je einem Ganglion nur aus wenigen Ganglienzellen besteht. Einige Ganglienzellen liegen auch auf der Mantelfläche der Kommissur. Der Durchmesser der Kerne beträgt durchschnittlich 3 μ. Augen fehlen.

---

[1] Monographie. I. p. 71.

[2] Untersuchungen. I. p. 297 ff.

[3] F. Schmidt, *Graffilla brauni* n. sp. in: Archiv für Naturgesch. 52. Jahrg. Berlin 1886. p. 307.

Der nahe dem Vorderende auf der Ventralseite gelegene Mund führt in eine Pharyngealtasche, die bis fast zur Mitte des Pharynxbulbus hinaufreicht, und wie bei den übrigen Vorticiden von einem platten, wimperlosen aber kernführenden Epithel ausgekleidet ist (Fig. 10 *pte*). Der Pharynx selbst (Fig. 10 und 11 *ph*) ist sehr klein und gleicht, wie bei *Schultzia adriatica*, einem Rotationsellipsoide. Seine Länge beträgt nämlich nur ca. 60, der Breitendurchmesser dagegen ca. 100 μ. Trotzdem giebt er sich durch den Mangel an Drüsen und die kräftige Entwicklung der inneren Ringmuskulatur als Pharynx doliiformis zu erkennen. Die charakteristische Anordnung der Muskelschichten scheint in so fern eine Abänderung erlitten zu haben, als die innere Längsmuskelschicht unter dem Epithel des Pharyngeallumens zu liegen scheint oder möglicherweise ganz fehlt. Es folgen also von außen nach innen: 1) äußere Längsmuskeln (*alm*), 2) äußere Ringmuskeln (*arm*), 3) Radiärmuskeln (*ram*), 4) innere Ringmuskeln (*irm*) und (?) 5) innere Längsmuskeln. Diese Schichten zeichnen sich mit Ausnahme der inneren Ringmuskelschicht durch große Zartheit aus. Die Radiärmuskeln (*ram*) sind zahlreich aber dünn. Drüsen fehlen im Pharynxbulbus, die Lücken zwischen den Muskeln werden durch mesenchymatöses Gewebe ausgefüllt.

Was am Pharynx unserer Form besonders auffällt, ist der von BÖHMIG[1] bei *Graffilla muricicola* entdeckte und später von SCHMIDT[2] auch an *Graffilla brauni* gefundene Haftapparat oder wenigstens ein diesem sehr ähnliches Gebilde (Taf. III, Fig. 10 *ha*).

Der Apparat besteht sehr wahrscheinlich aus den langen Fortsätzen der Ösophaguszellen, welche sich durch das Pharynxlumen hindurch erstrecken und in der Pharyngealtasche die Plättchen und Kölbchen bilden (*ha*), die zum Einbohren des Parasiten in die Darmwandung des Wirthes dienen. Leider waren gerade die letzteren Organe an meinen Präparaten nur sehr undeutlich zu erkennen. Zur Mundöffnung hervorgestreckt sah ich die Plättchen und Kölbchen an keiner der drei Schnittserien, sie liegen vielmehr stets am vorderen Ende des Pharynx innerhalb der Pharyngealtasche.

Die Ösophaguszellen (Fig. 10 und 11 *oe*) unterscheiden sich schon durch ihre dunklere Hämatoxylinfärbung vom Darmepithel. Die in Fig. 11 mit *oe*, bezeichneten Gebilde sind trotz ihres drüsenähnlichen Aussehens als Ösophagusepithelzellen anzusehen. Gewöhnlich ist der Ösophagus wie bei *Graffilla brauni* kropf-

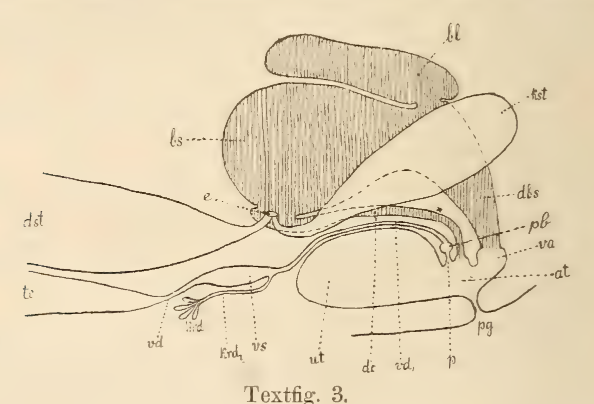
[1] Untersuchungen. I. p. 302.

[2] l. c. p. 310.

artig aufgetrieben, kann sich jedoch auch kappenförmig über den Pharynx legen. Er ist von einer dünnen Membran umkleidet, an welche sich starke Retraktoren ansetzen, die schräg durch den Körper nach der Dorsalseite verlaufen und sich mit breiter Basis an dem Hautmuskelschlauche inseriren. Ob sich einige Retraktoren auch am Pharynx selbst ansetzen, konnte ich nicht mit Bestimmtheit ermitteln.

Der Darm (Fig. 12 *d*) reicht bis nahe an die Wand der Bursa seminalis und ist von hohen Epithelzellen ausgekleidet, an denen die Zellgrenzen nur sehr undeutlich zu erkennen waren.

In Beziehung zum Haftapparate steht wahrscheinlich eine paarige, nahe der Ventralseite zwischen Pharynx und Gehirn gelegene Drüse, wie sie von Böhmig bei *Graffilla muricicola*, wo dieselbe allerdings eine etwas andere Lage hat, entdeckt wurde[1]. Die Drüse besteht jederseits aus einer Anzahl von birnförmigen Zellen, deren Ausführungsgänge sich zu einem gemeinsamen Gange vereinigen, welcher gegen



Textfig. 3.

Schema des Geschlechtsapparates von *Collastoma monorchis* n. g. n. sp. *at*, Atrium genitale; *bl*, Blindsack der Bursa seminalis; *bs*, Bursa seminalis; *dbs*, Ausführungsgang der Bursa seminalis; *dc*, Ductus communis; *dst*, linksseitiger Dotterstock; *e*, gemeinsame Mündung des linken Keim- und Dotterstockes; *krd*, accessorische Drüsen; *krd,*, Ausführungsgang derselben; *kst*, linksseitiger Keimstock; *p*, Penis; *pb*, kugelige Anschwellung des Vas deferens bei Eintritt in den Penis; *pg*, Geschlechtsöffnung; *te*, unpaarer Hoden; *ut*, Eihälter; *va*, Vagina; *vd*, Vas deferens vor Eintritt in die Samenblase; *vd,*, Vas deferens nach dem Verlassen derselben; *vs*, Samenblase; *, Einmündungsstelle der Schalendrüsen in den Ductus communis.

die Mundöffnung zu verlaufen scheint, aber nicht weit verfolgt werden konnte. Vielleicht löst er sich wie bei *Graffilla muricicola* in ein Büschel dünner Kanäle auf. Die Drüse soll nach Böhmig ein klebriges Sekret absondern, um die Wirkung des Haftapparates zu erhöhen.

---

[1] L. Böhmig, Untersuchungen. I. p. 304.

Etwas abweichend von den verwandten Genera *Graffilla* und *Anoplodium* gestaltet sich der Geschlechtsapparat.

Die an der Bauchseite des Thieres gelegene, dem Hinterende sehr genäherte Geschlechtsöffnung führt in ein geräumiges Atrium (Textfigur 3 *at*), dessen vorderster Abschnitt als Eihälter dient (*ut*). In den über der Geschlechtsöffnung gelegenen, von einem hohen Epithel ausgekleideten mittleren Theil münden seitlich die Ausführungsgänge zweier großer, nahe dem hinteren Körperende gelegener Atriumdrüsenkomplexe, von oben aber zuvorderst der Penis (*p*), weiter nach rückwärts der Eileiter (Ductus communis) (Textfig. 3, *dc*) und in den kugelig aufgetriebenen hintersten Theil des Atrium den wir als Vagina (*va*) bezeichnen können, öffnet sich die Bursa seminalis (*bs*).

Der Hoden (Taf. III, Fig. 12 und Textfig. 3 *te*) ist unpaar, wie es bisher unter den Rhabdocöliden mit Bestimmtheit nur bei *Gyrator hermaphroditus* beobachtet wurde[1]. Er erstreckt sich als langer dorsoventral abgeplatteter Schlauch durch das ganze zweite und einen Theil des letzten Körperdrittels, wo er genau in der Mittellinie des Körpers unter dem Darme verläuft, dem Hautmuskelschlauch der Bauchseite eng angelagert. Seine Breite beträgt durchschnittlich 0,1 mm, die Höhe dagegen nur ca. 0,03 mm.

Das Vas deferens (Textfig. 3 *vd*) schwillt schon nach kurzem Verlaufe zu einer »falschen« Samenblase an (Textfig. 3 und Taf. III, Fig. 13 *vs*) und nimmt am hinteren Ende derselben von unten den Ausführungsgang (Textfig. 3 und Fig. 13 *krd*,) eines kleinen Drüsenbüschels (Textfig. 3 *krd*) auf, welcher der Samenblase meist angelagert ist. Das ihn erfüllende Sekret erschien an den einen Präparaten als eine homogene, dunkelblau gefärbte Masse, mit noch dunkleren klumpigen Einlagerungen, während es sich an anderen deutlich gekörnt zeigte. Das Vas deferens, welches wir nach dem Verlassen der Samenblase mit *vd*, bezeichnen wollen (siehe Textfig. 3), geht dann über dem Atrium genitale mit einer kleinen, kugeligen Auftreibung (Textfig. 3 *pb*) in das Kopulationsorgan über, ein von starken Längsmuskeln gebildetes kurzes Rohr (Fig. 14 *p*), welches zwischen einem hohen Epithel, knapp hinter dem Eihälter ins Atrium genitale einmündet. Chitinbildungen fehlen am Penis im Gegensatze zu *Anoplodium*[2] vollständig.

Die beiden Keimstöcke (Textfig. 3 und Taf. III, Fig. 14 *kst*)

[1] L. v. Graff, Monographie. I. p. 149, 334.

[2] L. v. Graff, l. c. p. 378.

beginnen nahe dem hinteren Körperende und ziehen als keulenförmige Gebilde zu beiden Seiten der Bursa seminalis in kurzem Bogen nach vorn.

Die Dotterstöcke (Fig. 9, 12 und 13, sowie Textfig. 3 *dst*) sind viel umfangreicher, nehmen meist etwas hinter dem Pharynx ihren Anfang und stellen unverästelte, jedoch mit schwachen ringförmigen Einkerbungen versehene Schläuche dar, die sich im Bogen nach hinten wenden, wobei sie im letzten Theile stark verjüngt erscheinen. Sie sind von einer ansehnlichen Tunica propria umschlossen, welche sich bei Hämatoxylin-Eosin-Tinktion roth färben und da und dort kleine Kerne führt.

Die Ausführungsgänge der Keim-Dotterstöcke bleiben bis zu ihrer gemeinsamen Einmündung in den Anfang des Ductus communis (Textfig. 3 *e*) getrennt. Der letztere zieht von hier nach hinten (Textfig. 3 *dc*) und nimmt bei * die mächtig entwickelten, zu beiden Seiten des Eihälters gelegenen Schalendrüsen (Fig. 14 *schld*) auf, worauf er sich in fast rechtem Winkel nach abwärts krümmt und wie oben erwähnt, in den mittleren Theil des Geschlechtsatrium mündet.

Die voluminöse Bursa seminalis (Textfig. 3 und Fig. 13 *bs*) ist ein retortenförmiges Organ, das durch einen nach abwärts ziehenden, wohl entwickelten Ausführungsgang (Textfig. 3 *dbs*) in den hintersten Theil des Atrium, die Vagina (*va*) mündet. Die vordere Partie der Bursa besitzt eine ventrale Kommunikation mit dem Ductus communis über der Einmündungsstelle der Keim- und Dotterstöcke. Ihr blindes Ende erscheint abgerundet und von hohen Epithelzellen ausgekleidet. Sie ist von einer fein granulirt erscheinenden Masse erfüllt, in welcher ich außer Spermatozoen auch Dotterzellen angetroffen habe, welch letztere durch die vordere Kommunikation mit dem Ductus communis in die Bursa gelangt sein dürften.

Diese Kommunikation ermöglicht es dem Thiere nach stattgefundener Kopulation — für welche die in das Atrium genitale führende Mündung (Textfig. 3, Vagina *va*) in Betracht kommt — das Sperma direkt zu den Keimen gelangen zu lassen, ohne dass dasselbe das Atrium genitale und den ganzen Ductus communis zu passiren genöthigt ist.

Diese Verhältnisse werden noch mehr komplicirt dadurch, dass die Bursa seminalis einen, etwa in der Mitte ihrer dorsalen Länge entspringenden und von da nach vorn ziehenden Blindsack trägt (Textfig. 3 und Fig. 13 *bl*). Derselbe ist ein in ganzer Länge fast gleich weiter cylindrischer Schlauch, erscheint von plattem Epithel

ausgekleidet und nur zum geringsten Theile mit feinkörniger Masse erfüllt, welche sich in Hämatoxylin-Eosin wie die Inhaltsmasse der eigentlichen Bursa schwach roth färbt, jedoch, wenigstens an meinen Präparaten, keine Spermatozoen enthielt.

Analoge Verhältnisse sind von L. v. GRAFF[1] am weiblichen Geschlechtsapparate von *Artiocotylus speciosus* beschrieben worden, da dort zwischen dem, bei der Kopulation das Sperma aufnehmenden Uterus und der Vagina eine ähnliche Kommunikation besteht, wie bei unserer Form zwischen Bursa seminalis und Ductus communis.

Im Eihälter findet sich stets nur ein einziges Ei, das jedoch zwei Keime aufweist. Die Schale des Kokons ist mit einem langen Stiele versehen, welcher aus dem Eihälter hervorragt und mit scharf zulaufender Spitze bis fast zur Mündung der Schalendrüsen (Textfig. 3 *) in den Ductus communis hineinreicht.

Graz, im März 1900.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1—6. *Mesostoma cuénoti* n. sp.

Fig. 1. Ein Thier schwimmend. Von Herrn Prof. Dr. BÖHMIG. Vergr. × 15.

Fig. 2. Längsschnitt durch den Pharynx (halbschematisch). *alm*, äußere Längsmuskelschicht; *arm*, äußere Ringmuskelschicht; *dep*, Pfropf von Darmzellen; *dr*, Pharyngealdrüsen; *eb*, Exkretionsbecher; *ep*, Epithelauskleidung des Pharynxlumens; *irm*, innere Ringmuskeln; *ilm*, innere Längsmuskeln; *o*, Mundöffnung; *rdm*, Radiärmuskeln; *s*, durch Ablösung des Epithels bei der Konservirung entstandene Spalte; *we*, Wimperepithel der Pharynxkappe. Vergr. × 410.

Fig. 3. Geschlechtsapparat nach dem lebenden Thiere (die Hoden und Dotterstöcke sind nicht eingezeichnet, von den Uteri nur der Beginn). *am*, zipfelförmig ausgezogene Partie des Atrium; *at*, Atrium genitale; *bc*, Bursa copulatrix; *bm*, schräg verlaufende Muskelschicht der Bursa; *dbc*, Ausführungsgang der Bursa; *dbc,,* Hauptast des Bursaausführungsganges; *dco*, Verbindungsgang zwischen Penis und Bursastiel; *ks*, Körnerdrüsen; *ksr*, Kornsekretreservoir; *ov*, funktionirender Keimstock; *ov,,* rudimentärer Keimstock; *p*, Penis im weiteren Sinne; *p,,* Penis im engeren Sinne; *pg*, Geschlechtsöffnung; *rs*, kugelförmiger Knopf des Receptaculum seminis; *rs,,* längliche Erweiterung des Ausführungsganges desselben; *st*, Stiel einer Binnenblase der Bursa copulatrix; ut_1 und ut_2, die Ausführungsgänge der beiden Uteri; vd_1 und vd_2, Vasa deferentia; *vs*, Samenblase; *, Übergang derselben in den Penis (im engeren Sinne).

---

[1] Monographie der Turbellarien. II. p. 210.

Fig. 4. Ein Stück aus der Wandung der Samenblase; *cu*, Cuticula; *ep*, Epithel; *fbl*, Fibrillen; *lm*, Längsmuskelschicht; *n*, Nucleus; *nu*, Nucleolus; rm_1, rm_2, die beiden Ringmuskelschichten; *sl*, Sarkolemma; *spl*, ungefärbtes, *spl*,, gefärbtes Sarkoplasma. Vergr. × 800.

Fig. 5. Längsschnitt durch die Bursa copulatrix (*bc*). *bc*,, Sperma führende, *bc*,,, granulirte Substanz enthaltende Binnenblase; *bm*, schräg verlaufende Muskelschicht; *dbc*, Ausführungsgang der Bursa; *dm*, Muskulatur derselben; *st*,, Stiel der Sperma führenden, *st*,,, Stiel der gekörnte Substanz führenden Binnenblase. Vergr. × 580.

Fig. 6. Längsschnitt durch den Ausführungsgang der Bursa copulatrix. *dm*, Muskulatur des Bursastieles; *m*, Umhüllungsmuskeln seines unteren Theiles. Ubrige Bezeichnung wie in Fig. 3. Vergr. × 410.

Fig. 7—9. *Schultzia adriatica* n. sp.

Fig. 7*a* und 7*b*. Noch nicht ausgefärbte Thiere. Fig. 7*c*. Ausgefärbtes Thier kontrahirt. Fig. 7*d*. Ausgefärbtes Thier schwimmend. Alle vier Farbenskizzen von Herrn Prof. Dr. Böhmig.

Fig. 8. Längsschnitt, nicht genau median getroffen. *at*, Atrium genitale; *au*, Auge; *bs*, Bursa seminalis; *d*, Darm; *dc*, Ductus communis; *ep*, Körperepithel; *g*, Gehirnganglion; *kdst*, dorsaler Theil der Keimdotterstöcke; *kdst*,, unter dem Darmlumen liegender Theil derselben; *kl*, klumpige Gebilde im Darmepithel; *krd*, Körnerdrüsen; *m*, Mesenchym; *p*, Penis; *pg*, Geschlechtsöffnung; *ph*, Pharynx; *rd*, Rhabditen; *schld*, Schalendrüsen; *spd*, Speicheldrüsen; *vs*, schwach muskulöser Theil des Penis (Samenblase). Vergr. × 230.

Fig. 9. Querschnitt durch die Pharynxgegend. *c*, Pharynxepithel. Übrige Bezeichnung wie in Fig. 8. Vergr. × 410.

Tafel II.

Fig. 1—7. *Schultzia adriatica* n. sp.

Fig. 1. Querschnitt durch den letzten Theil des zweiten Körperdrittels. *dz*, über dem Darmlumen liegende Dotterzellen; *dz*,, unter demselben liegende Dotterzellen; *kz*, Keimzellen; *n*, ein Kern der Schalendrüsen; *te*, Hoden, nahe dem Beginne des Vas deferens. Übrige Bezeichnung wie in Fig. 8 auf Taf. I. Vergr. × 410.

Fig. 2. Penis nach dem lebenden Thiere von Herrn Prof. Dr. Böhmig. *lb*, Chitinband; *dc*, Ductus ejaculatorius; *p*, Kopulationsorgan; *p*,, Samenblase und Kornsekretbehälter; *spi*, Spitze des Chitinbandes.

Fig. 3. Chitiniger Kopulationsapparat mit Borste, gleichfalls von Herrn Prof. Dr. Böhmig nach dem lebenden Thiere gezeichnet. *b*, Borste; *cb*, spatelförmige Erweiterung des Chitinbandes; *cb'*, verschmälerte Partie desselben; *de*, Ductus ejaculatorius; *spi*, Spitze des Chitinbandes.

Fig. 4. Schnitt durch das chitinige Kopulationsorgan und die Samenblase. *cb*, Chitinband; *cl*, chitinige Wandung des Ductus ejaculatorius; *ep*, Epithelauskleidung desselben; *ks*, das Ductuslumen füllende Kornsekret; *schld*, Schalendrüsen; *sp*, Sperma; *vs*, Samenblase. Vergr. × 410.

Fig. 5. Schnitt durch den Penis nahe der Umbiegungsstelle. *m*, muskulöse Wandung der Samenblase; *mb*, Sperma und Kornsekret trennende Membran; *n*, ein Kern der Schalendrüse. Übrige Bezeichnung wie in Fig. 4. Vergr. × 580.

Fig. 6. Längsschnitt durch den dorsalen Theil des Keimdotterstockes. *c*, Beginn des Ausführungsganges; *dz*, Dotterzellen; *kz*, Keimzellen; *sp*, Sperma. Vergr. × 230.

Fig. 7. Zwei Spermatozoen, nach lebenden Objekten gezeichnet von Herrn Prof. Dr. BÖHMIG.

Fig. 8—12. *Genostoma tergestinum* (Calandruccio).

Fig. 8. Quetschpräparat. Nach einer Skizze von Herrn Prof. Dr. BÖHMIG. *d*, Darm; *dz*, Dotterzellen; *e*, muthmaßlich die Hauptstämme des Exkretionsgefäßsystems; *hdr*, Schleimdrüsen; *krd*, Körnerdrüsen; *kz*, Keimzellen; *p*, Penis; *ph*, Pharynx; *ps*, Penisscheide; *sb*, äußere Samenblasen; *st*, Penisstachel; *te*, Hoden; *vd*, Vasa deferentia; *vp*, verdickte Partie der Wandung des Ductus seminalis; *vs*, innere Samenblase; *x*, Organe von räthselhafter Bedeutung.

Fig. 9. Längsschnitt. *ci*, ventrale Cilienbekleidung; *gl*, Gehirn; *hf*, Hautfalte; *kz*, gemeinsamer Abschnitt der Keimdotterstöcke; *m*, Mesenchym; *o*, Mundöffnung; *oe*, Ösophagus; *pht*, Pharyngealtasche. Übrige Bezeichnung wie in Fig. 8. Vergr. × 150.

Fig. 10. Penis nach einem Längsschnitte. *ep*, Körperepithel; *ph*, Pharynx, angeschnitten; *pht*, Pharyngealtasche. Übrige Bezeichnung wie in Fig. 8. Vergr. × 410.

Fig. 11. Mündung des weiblichen Geschlechtsapparates nach einem Längsschnitte. *dc*, Ductus communis; *kz*,, gemeinsamer Abschnitt der Keimdotterstöcke, speciell der Keime bereitenden Theile derselben. Übrige Bezeichnung wie in Fig. 10. Vergr. × 410.

Fig. 12. Organ von räthselhafter Bedeutung nach dem lebenden Thiere gezeichnet von Herrn Prof. Dr. BÖHMIG. *a*, Rosette; *b*, kürzerer Theil des gemeinsamen Rohres; *c*, kugelförmige Blase; *d*, längerer S-förmig gebogener Theil des Rohres; *e*, kreisförmiges Gebilde am Ende desselben.

Fig. 13—15. *Genostoma marsiliense* (Calandruccio).

Fig. 13. Quetschpräparat, größtentheils nach einer Skizze von Herrn Prof. Dr. BÖHMIG. *m*, Mündungen der Pharynxdrüsen (*phd*); *rh*, glänzende Flecken. Übrige Bezeichnung wie in Fig. 8.

Fig. 14. Thier kontrahirt.

Fig. 15. Theil des Darmepithels nach dem lebenden Thiere gezeichnet von Herrn Prof. Dr. BÖHMIG.

Tafel III.

Fig. 1—8. *Urastoma fausseki* n. g. n. sp.

Fig. 1. Querschnitt durch die Augengegend. *au*, Auge; *d*, Darm; *ep*, Körperepithel; *fb*, Faserbündel; *gl*, Gehirn; *hdr*, Hautdrüsen; *l*, Linse; *pib*, Pigmentbecher. Vergr. × 410.

Fig. 2. Schnitt durch ein Auge. Bezeichnung wie in Fig. 1. Vergr. × 690.

Fig. 3. Halber Querschnitt durch die zweite Körperhälfte. *dst*, Dotterstock; *kst*, Keimstock; *mz*, Mesenchymzellen; *n*, Kern der Eizelle; *n*,, Kerne der aufgenommenen kleinen Eizellen. Übrige Bezeichnung wie in Fig. 1. Vergr. × 580.

Fig. 4. Längsschnitt durch das hintere Körperende. *dc*, Ductus communis; *dl*, Dilatatormuskel, *ep*,, Epithel des Pharynxlumens; *ml*, Diaphragma im Pharynxbulbus; *o*, Mundöffnung; *p*, Penis; *ph*, Pharynx; *phd*, Pharyngealdrüsen. Übrige Bezeichnung wie oben.

Fig. 5. Querschnitt durch die Samenblase. *mz* und *mz'*, der Blasenwandung anliegende Mesenchymzellen; *sp*, Sperma; *vs*, Samenblase. Vergr. × 580.

Fig. 6. Längsschnitt durch den Penis. *c*, trichterförmiger Ausführungskanal; *de*, Kopulationsorgan; *dp*, Diaphragma am Penis; *k*, homogener Körper; *ks*,, Kornsekret, feinere Sorte; *ks*,,, Kornsekret, gröbere Sorte; *m*, Muscularis der Kornsekretpackete; *sp*, Sperma; *vs*, Samenblase. Vergr. × 800.

Fig. 7. Querschnitt durch den mittleren Theil des Penis. Bezeichnung wie in Fig. 6. Vergr. 410.

Fig. 8 *A* und *B*. Nucleolen aus den Kernen der Eizellen; *bl*, großes Binnenbläschen; *bl,*, kleinere achromatische Bläschen; *ns*, dunkle Körperchen. Vergr. × 1800.

Fig. 9—13. *Collastoma monorchis* n. g. n. sp.

Fig. 9. Konservirtes Thier von der Ventralseite gesehen. *dst*, Dotterstöcke; *o*, Mundöffnung; *pg*, Geschlechtsöffnung. Vergr. × 25.

Fig. 10 und 11. Längsschnitte durch den Pharynx und Ösophagus. *alm*, äußere Längsmuskeln; *arm*, äußere Ringmuskeln; *ep*, Körperepithel; *ha*, Haftapparat; *irm*, innere Ringmuskeln; *oe*, Ösophagus; *oe'*, drüsenähnliche Ösophaguszellen; *ph*, Pharynx; *pte*, Epithel der Pharyngealtasche; *ram*, Radiärmuskeln. Vergr. × 580.

Fig. 12. Querschnitt durch die Körpermitte. *d*, Darm; *dst*, Dotterstöcke; *ep*, Körperepithel; *H*, bei der Konservirung entstandene Höhlung; *m*, Mesenchym; *te*, Hoden. Vergr. × 70.

Fig. 13. Querschnitt durch die Bursa seminalis. *bl*, Blindsack der Bursa seminalis; *bs*, Bursa seminalis; *dc*, Lumen des Ductus communis; *dst*, Dotterstöcke; krd_1, Ausführungsgang der accessorischen Drüsen; *mdv*, dorsoventrale Muskelfasern; *vs*, Samenblase (Vesicula seminalis). Vergr. × 410.

Fig. 14. Querschnitt nahe dem hinteren Körperende. *dbs*, Ausführungsgang der Bursa seminalis; *H*, bei der Konservirung entstandene Höhlung; *kst*, Keimstöcke; *m*, Mesenchym; *ov*, Ei; *p*, Penis; *schld*, Schalendrüsen; *ut*, Eihälter. Vergr. × 150.

Untersuchungen über die Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen.

Von

M. Lühe,

Privatdocent und Assistent am zoologischen Museum der Universität Königsberg.

Mit Tafel IV—VII.

Die Eidechsen-Cestoden, welche ich in Biskra gesammelt habe, gelegentlich meines dortigen Aufenthaltes während meiner mit Unterstützung der Kgl. preußischen Akademie der Wissenschaften unternommenen Studienreise nach Algerien und Tunisien, gaben mir die Anregung zu einer umfassenden Bearbeitung der in Reptilien schmarotzenden Cestoden. Dank dem liebenswürdigen Entgegenkommen der Verwaltungen des Museums für Naturkunde zu Berlin, des K. K. naturhistorischen Hofmuseums zu Wien und des Nationalmuseums zu Washington, sowie ferner einer Reihe von Zoologen, welche mir Material aus ihren Privatsammlungen zur Verfügung stellten, habe ich fast sämmtliche bisher beschriebenen Arten selbst untersuchen können. Es stellte sich jedoch bei der Bearbeitung dieses umfangreichen Materials immer mehr die Nothwendigkeit heraus, auch noch verwandte Schmarotzer anderer Wirbelthierklassen mit in den Kreis meiner Untersuchungen zu ziehen.

Am nothwendigsten erschien dies bei den Bothriocephaliden. So ergab meine Untersuchung von *Duthiersia fimbriata* (Dies.) die Unrichtigkeit der bisherigen Auffassung der beiden Saugorgane des Scolex. Diese irrthümliche Auffassung hatte aber auch gerade die Aufstellung der besonderen Gattung für den genannten Cestoden bedingt, eben so wie auch die Gattung *Ptychobothrium* Lönnbg. von Lönnberg auf die Form des Scolex basirt war. Nachdem meine Untersuchung von *Duthiersia* gezeigt hatte, dass die beiden genann-

ten Gattungen auf Grund des Scolex nicht unterschieden werden konnten, erwuchs mir die Aufgabe, entweder diese Gattungen anders zu charakterisiren oder nachzuweisen, dass auch im übrigen Bau keine Unterschiede bestünden, welche eine generische Trennung rechtfertigen könnten.

Andererseits hatte ich in einer ersten vorläufigen Mittheilung über die Eidechsen-Tänien auch die Gelegenheit wahrgenommen, zu bemerken, dass *Bothriocephalus imbricatus* (Dies.) (aus der Karett-Schildkröte) »zu den Bothriotänien gehöre«. Diese Notiz sollte besagen, dass die Art randständige Genitalöffnungen besitze und somit zu jenen Bothriocephaliden gehöre, welche von Railliet und Riggenbach in der Gattung *Bothriotaenia* Raill. zusammengefasst wurden. Ich glaubte damals noch diese zu allgemeiner Anerkennung gelangte Gattung auch meinerseits annehmen zu dürfen. Sehr bald jedoch zeigte sich mir die Unhaltbarkeit dieser Gattung und ich fand mich der *Bothriotaenia* gegenüber in einer ähnlichen Lage wie der *Duthiersia* gegenüber. Wollte ich nicht nur zerstören, sondern auch aufbauen, so musste ich neue Gattungsbegriffe schaffen.

Diese Erwägungen haben mich dazu geführt gelegentlich meiner Bearbeitung der in Reptilien schmarotzenden Bothriocephaliden auch noch eine große Zahl anderer Bothriocephaliden-Arten zu untersuchen mit dem ausgesprochenen Zwecke das System dieser Cestoden-Familie einer Revision zu unterziehen. Das System selbst, zu welchem ich auf diese Weise gelangt bin, ist inzwischen in den Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft publizirt worden. Eben so habe ich in Gestalt von »Beiträgen zur Kenntnis der Bothriocephaliden« im Centralblatt für Bakteriologie und Parasitenkunde kurze Beschreibungen einiger der von mir untersuchten Arten veröffentlicht. Im Folgenden biete ich nun das ausführliche Material, auf welchem mein System beruht, so weit die Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen in Frage kommen.

Entsprechend dem Ausgangspunkte meiner ganzen Arbeit beginne ich mit einer Beschreibung des einzigen Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen, welcher bisher aus Reptilien bekannt geworden ist. Dann folgt eine vergleichend-anatomische Besprechung der Genitalorgane sämmtlicher Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen und den Schluss bilden einige kurze systematische Bemerkungen.

I. Bothriocephalus imbricatus (Dies.).

In seinem »Systema helminthum« hat DIESING (1850) die Species *Dibothrium imbricatum* aufgestellt, auf Grund von Exemplaren, welche GROHMANN in Neapel gesammelt hatte, und mit folgender Diagnose:

»*Caput* subtetragonum apice truncatum, bothriis ovalibus antice convergentibus lateralibus. *Collum* nullum. *Articuli* breves subaequales. Longit. ultra $^1/_2{}'$; latit. postice ultra $1'''$.

Habitaculum. *Halichelys atra*: in intestinis.«

Alle späteren Erwähnungen des *Bothriocephalus imbricatus* (in dieser Form tritt der Name meines Wissens zuerst in v. LINSTOW's Kompendium der Helminthologie auf) beruhen ausschließlich auf diesen kurzen Angaben DIESING's. Zwar findet sich ein (früher im Besitz von ED. GRUBE gewesenes) Exemplar der Art auch in der zoologischen Sammlung des Museums für Naturkunde zu Berlin (Nr. 2755). Aber auch dieses Exemplar ist von GROHMANN gesammelt und entstammt daher, obwohl als Fundort Messina angegeben ist, vielleicht demselben Funde wie die beiden Wiener Originalexemplare (Nr. 583). Wenn als Wirth des Berliner Exemplares nur »eine große Meerschildkröte« angegeben ist, so steht jedenfalls kaum der Annahme etwas im Wege, dass auch dies eine *Thalassochelys caretta* (L.) (= *Halichelys atra* Merr.) gewesen sei. Und wenn ferner angegeben ist, das Exemplar sei in der Leber gefunden worden, so dürfte dieser Angabe gegenüber eine gewisse Skepsis doch vielleicht berechtigt erscheinen.

Wie dem auch sei, jedenfalls sind alle drei Exemplare in meinen Händen gewesen und auf Grund dieses Materials will ich im Folgenden die bisher noch so gut wie unbekannte Art näher charakterisiren. Bei dem Alter des Materials wird es allerdings erklärlich erscheinen, wenn meine Schilderung noch manche Lücke aufweist.

Der **Scolex** (cf. Taf. V Fig. 14) ist gegen die Strobila scharf abgesetzt und etwa 1 mm lang. Sein Querdurchmesser ist am Hinterende am größesten, etwa 0,66 mm; nach vorn zu wird er allmählich geringer und beträgt nahe dem abgestumpften Vorderende nur noch 0,5 mm. Die beiden flächenständigen Sauggruben besitzen verhältnismäßig wenig vorspringende, wulstige Seitenränder, welche dem Scolex ein ausgesprochen viereckiges Aussehen verleihen, wie dies ja schon DIESING in seiner Diagnose hervorhebt. In Folge seiner Verschmächtigung nach vorn zu hat demnach der Scolex ziemlich genau die Form einer vierseitigen abgestutzten Pyramide.

Ein **Hals** fehlt vollkommen, vielmehr setzt sich die Strobila direkt der Basis des Scolex an, um Anfangs rasch an Breite zuzunehmen. Die einzelnen **Proglottiden** sind wesentlich breiter als lang: geschlechtsreife Glieder haben eine Breite von 2,5 mm bei einer Länge von nur 1 mm, während der Sagittaldurchmesser kaum $^1/_2$ mm erreicht (vgl. die in gleichem Maßstabe gezeichneten Fig. 4 und 10 auf Taf. V). Die Gliederung ist auch äußerlich deutlich ausgeprägt (vgl. den Sagittalschnitt Taf. V, Fig. 9); der Habitus der ganzen Strobila gleicht in Folge dessen demjenigen von *Bothriocephalus latus* und verwandten Arten mehr als dem der meisten anderen Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen. Von letzteren verhält sich einzig und allein *Bothriocephalus microcephalus* Rud. ähnlich, welchem unsere Art auch im gesammten anatomischen Bau außerordentlich nahe steht (vgl. Taf. V, Fig. 11).

Das **Genitalatrium** mündet bei *Bothriocephalus imbricatus*, wie schon soeben angedeutet, am Seitenrande der Proglottis nach außen und zwar ungefähr in der Mitte desselben (vgl. Taf. V, Fig. 4 und 10) und unregelmäßig abwechselnd bald rechts bald links. Die **Uterusmündung** dagegen liegt auf der Ventralfläche, ganz am Vorderende der Proglottis, dergestalt, dass die Öffnung fast noch bedeckt wird von der das Hinterende der nächstvorhergehenden Proglottis bildenden Falte (vgl. Taf. V, Fig. 12). Nie liegt sie, so weit ich gesehen habe, median, sondern immer seitlich verschoben, ungefähr an der Grenze des mittleren und seitlichen Drittels der Proglottidenbreite (vgl. Taf. V, Fig. 4 und 6 *utm*) und zwar eben so wie die marginalen Genitalöffnungen unregelmäßig abwechselnd, bald rechts bald links. Eine Beziehung zu der Lage dieser letzteren besteht hierbei nicht: ich habe bei zwei auf einander folgenden Proglottiden mit am gleichen Rande gelegenem Genitalatrium die Uterusmündung das eine Mal rechts, das andere Mal links liegend und eben so auch umgekehrt bei zwei auf einander folgenden Proglottiden mit auf der gleichen Seite gelegener Uterusöffnung Cirrus und Vagina das eine Mal rechts, das andere Mal links ausmünden sehen.

Die **Hodenbläschen** (Taf. V, Fig. 4—9 *h*) haben vollständig dieselbe Lage wie bei *Bothriocephalus microcephalus* Rud., sind jedoch etwas größer und dafür etwas weniger zahlreich. Mehrfach fand ich einen Durchmesser von 0,09 mm, während der größte von Matz (1892) bei *B. microcephalus* gemessene nur 0,073 mm beträgt. Dagegen fand ich niemals die einzelnen Hodenbläschen so dicht an einander gedrängt, wie Matz dies in seiner Fig. 19 zeichnet, vielmehr

zählte ich auf entsprechenden Querschnitten meistens nur acht bis zehn, höchstens zwölf Hodenbläschen (gegen 18 in der citirten Figur). Dieselben liegen jederseits im Markparenchym zwischen dem median gelagerten Uterus und den beiden Hauptlängsnerven, welche sie marginalwärts eben so wenig überschreiten wie dies bei *Triaenophorus nodulosus* oder bei *Bothriocephalus rugosus*, *infundibuliformis*, *fragilis*, *microcephalus* der Fall ist, im Gegensatz zu den Bothriocephaliden mit flächenständiger Ausmündung von Cirrus und Vagina (z. B. *Bothriocephalus latus*). Wie bei *Bothriocephalus microcephalus* sind sie, im Gegensatz zu dem Verhalten bei fast allen anderen Cestoden der ventralen Fläche etwas mehr genähert wie der dorsalen, was mit der weiter unten zu besprechenden dorsalen Lage der Dotterstöcke zusammenhängt. Die beiden seitlichen Hodenfelder sind nicht vollständig von einander getrennt, vielmehr verläuft am Hinterende der Proglottis hinter dem Ovarium eine Reihe von Hodenbläschen quer durch die ganze Proglottis.

Das **Vas deferens** zeigt keine wesentlichen Besonderheiten im Vergleich zu anderen Bothriocephalen mit marginaler Genitalöffnung (»Bothriotänien« im Sinne Railliet's und Riggenbach's). Es entsteht aus der Vereinigung der Vasa efferentia in der Nähe des Hinterendes der Proglottis, seitlich und etwas dorsal von dem median gelegenen Ovarium und verläuft im Wesentlichen in schräger Richtung nach vorn und zugleich dem nächstgelegenen Seitenrande zu, allerdings nicht direkt, sondern unter Bildung zahlreicher Schlingen und Windungen, welche in geschlechtsreifen Proglottiden stets prall mit Sperma gefüllt erscheinen. Eine (außerhalb des Cirrusbeutels gelegene) Vesicula seminalis fehlt eben so gut wie bei allen anderen Bothriocephaliden mit marginaler Genitalöffnung. Der **Cirrusbeutel** (Taf. V, Fig. 4 und 10 *cb*, Taf. VII, Fig. 31) zeichnet sich durch seine auffällige Größe aus (Länge 0,500 mm, Querdurchmesser 0,125 mm); auch hierin also gleicht die in Rede stehende Art dem *Bothriocephalus microcephalus* Rud. im Gegensatz zu anderen »Bothriotänien«, namentlich zu *Bothriocephalus rugosus* Rud., *infundibuliformis* Rud. und dem diesen beiden Arten nahe verwandten *fragilis* Rud. Und während bei diesen drei Arten der Nerv dorsal von den Genitalleitungswegen verläuft, liegt er bei *Bothriocephalus imbricatus* (Dies.) eben so wie bei *Bothriocephalus microcephalus* Rud. gerade umgekehrt ventral von denselben.

Die **Vagina** mündet an den von mir daraufhin untersuchten Proglottiden dorsal und hinter dem Cirrusbeutel aus (vgl. Taf. V,

Fig. 4 und 10 *v*). *Bothriocephalus imbricatus* gleicht also hierin dem *Bothriocephalus microcephalus* Rud. und der *Bothriotaenia chilensis* Riggenb., während bei den übrigen »Bothriotänien« die Vagina neben und vor dem Cirrusbeutel ausmündet. Ich glaube indessen, dass auf diese Differenz kein allzugroßes Gewicht gelegt werden darf. Das Lageverhältnis der männlichen und weiblichen Genitalöffnung weist bei den Cestoden Variationen auf, auf welche bisher noch nicht genügend geachtet worden zu sein scheint. Wenigstens sind bisher nur vereinzelte Fälle solcher Variationen bekannt geworden. So führt z. B. Marotel an, dass bei *Ichthyotaenia Calmettei* Barr. (= *Ichthyotaenia Raillieti* Marotel) die Vagina bald vor bald hinter dem Cirrusbeutel ausmünde, eine Beobachtung, die ich auch für mehrere verwandte Arten bestätigen konnte. Die gleiche Variation findet sich allem Anschein nach ferner bei *Dipylidium echinorhynchoides* (Sons.), während bei anderen Cestoden in ähnlicher Weise die Vagina bald dorsal bald ventral vom Cirrusbeutel ausmündet. Dies gilt nicht nur für *Bothriocephalus infundibuliformis*, für welchen schon Matz darauf aufmerksam macht, sondern eben so gut auch für *Bothriocephalus rugosus* und dieselbe Variation ist kürzlich von Zschokke bei *Bertia obesa* Zsch. gefunden worden. Die gegenseitige Lage der Genitalöffnungen verliert durch diese Beobachtungen entschieden an systematischem Werth; vor Allem aber ist es zur genauen Feststellung der diesbezüglichen Verhältnisse nothwendig eine verhältnismäßig große Zahl von Proglottiden zu untersuchen, was weder immer geschehen noch auch immer möglich ist.

Der **Keimstock** liegt median nahe dem Hinterende der Proglottis, von diesem, wie schon oben angeführt, durch eine einfache Reihe von Hodenbläschen getrennt (vgl. Taf. V, Fig. 9). Er stellt eine verhältnismäßig sehr flache Zellplatte dar: sein Sagittaldurchmesser beträgt nur bis zu ca. 0,05 mm gegenüber einem Transversaldurchmesser von über 0,5 mm und einem Längsdurchmesser von ca. 0,3 mm. Seine Form ist eine außerordentlich unregelmäßige in Folge der starken Lappung und, während der Keimstock im Ganzen genommen der ventralen Muskelschicht unmittelbar anliegt, drängen sich die einzelnen Ovarialschläuche mehr oder weniger tief zwischen die Längsmuskelbündel hinein, derart, dass sie z. Th. sogar zwischen denselben hindurch noch nach außen bis in die Rindenschicht hineinragen (vgl. Taf. V, Fig. 7 *ov*). In Flächenansicht erinnert der Keimstock an denjenigen von *Bothriocephalus latus*.

Der **Keimgang** entspringt an der konkaven hinteren Begrenzung

des Keimstockes ungefähr in der Medianebene und verläuft nach hinten und gleichzeitig schräg nach dem der Genitalöffnung gegenüberliegenden Rande zu, um sich sehr bald — seine Länge beträgt kaum 0,1 mm — mit der Vagina zu vereinigen, welche das Markparenchym von der dorsalen nach der ventralen Fläche zu in schräger Richtung durchsetzt hat und zwar unter Bildung verhältnismäßig recht starker Windungen (vgl. Taf. V, Fig. 5). Ein Receptaculum seminis, wie wir ein solches beispielsweise bei *Bothriocephalus latus* und verwandten Arten finden, fehlt bei *Bothriocephalus imbricatus* eben so vollständig, wie bei den meisten anderen Bothriocephaliden mit marginaler Genitalöffnung.

Der aus der Vereinigung von Keimgang und Vagina hervorgehende **Befruchtungsgang** verläuft Anfangs gleichfalls noch eine Strecke weit nach hinten, um jedoch bald (hinter dem weiter unten zu erwähnenden Dotterreservoir) in leicht schräger Richtung auf die Dorsalseite hinüberzutreten und sich hier dann wiederum nach vorn zu wenden, der Schalendrüse zustrebend, welche bei *Bothriocephalus imbricatus* eben so wie bei der Mehrzahl der Bothriocephaliden dem hinteren Theile des Keimstockes dorsal gegenüber liegt. Taf. V, Fig. 8 zeigt bei bg_1 den Querschnitt durch den absteigenden Schenkel des Befruchtungsganges, dicht hinter seiner Entstehung aus Keimgang und Vagina, und bei bg_2 den Querschnitt durch den aufsteigenden Schenkel desselben, kurz vor seinem Eintritt in den Komplex der Schalendrüse.

Die **Dotterstöcke**, deren Lage bei den verschiedenen Bothriocephaliden so erhebliche Differenzen aufweist, sind bei *Bothriocephalus imbricatus* in sehr charakteristischer Weise angeordnet und zwar sehr ähnlich wie bei *Bothriocephalus microcephalus*. Wie man bei *Bothriocephalus latus* und Verwandten ein Mittelfeld unterscheidet, in welchem das Ovarium liegt und der Uterus sich entwickelt, und zwei Seitenfelder, welche Hoden und Dotterstöcke enthalten, so kann man in ähnlicher Weise bei *Bothriocephalus imbricatus* nach der Anordnung der Genitalorgane fünf Längsfelder unterscheiden, die auch alle ungefähr die gleiche Breite besitzen. Das mittelste dieser fünf Felder entspricht vollständig dem Mittelfelde von *Bothriocephalus latus*. In ihm liegt die Hauptmasse des Keimstockes und der die Markschicht hier fast ganz ausfüllende Uterus; aber auch einzelne Dotterstocksfollikel finden sich hier und zwar in einer einfachen Schicht an der Dorsalfläche, zwischen inneren Längsmuskeln und (inneren) Transversalmuskeln (vgl. Taf. V, Fig. 6 *ds*). Nur in der

Nähe des Hinterendes der Proglottis freilich bilden diese Dotterstocksfollikel ein einheitliches Band quer durch das ganze Mittelfeld hindurch, weiter nach vorn reichen sie beiderseits nicht bis an die Mittellinie heran (vgl. Taf. V, Fig. 4).

Erhält das Mittelfeld sein Gepräge wesentlich durch den sich in ihm entwickelnden Uterus, so geschieht dies bei den beiden ihm benachbarten und marginalwärts durch die Längsnerven begrenzten Seitenfeldern durch die Hoden. Diese liegen, wie schon früher erwähnt, ventral; dorsal von ihnen finden sich wiederum Dotterstocksfollikel, welche hier jedoch nicht auf eine einfache Schicht zwischen innerer Längs- und (innerer) Transversalmuskulatur beschränkt sind, sondern sich auch noch ventral von den Transversalmuskeln finden, zwischen diesen und den Hoden (vgl. Taf. V, Fig. 6).

Marginal vom Nerven finden sich, wie gleichfalls schon oben erwähnt wurde, keine Hodenbläschen mehr; jedoch verläuft der Nerv nicht so dicht am Seitenrande wie bei *Triaenophorus nodulosus* oder bei *Bothriocephalus rugosus*, *infundibuliformis*, *fragilis*, er ist vielmehr wie bei *Bothriocephalus microcephalus* etwas weiter nach innen verlagert und der ganze Raum marginal von ihm und zwischen den inneren Längsmuskeln wird von Dotterstocksfollikeln erfüllt, welche so dicht gedrängt sind, dass sie sich vielfach gegenseitig abplatten. Die am oberflächlichsten gelagerten Follikel schieben sich hier auch z. Th. zwischen zwei benachbarte Längsmuskelbündel ein, diese so aus einander drängend (vgl. namentlich Taf. V, Fig. 5 und 6).

In der der Genitalöffnung zugewandten Hälfte der Proglottis liegen die Dotterstöcke fast nur vor und hinter dem Cirrusbeutel und Vas deferens (Taf. V, Fig. 10), welche in Folge ihrer vergleichsweise mächtigen Entwicklung nur wenig Raum zwischen sich und den Längsmuskeln frei lassen. Wenn daher auch dorsal von ihnen die Dotterstocksfollikel nicht gänzlich fehlen, so sind sie doch außerordentlich spärlich und auf Schnitten ist nur hier und da einer sichtbar. Dagegen sind die Dotterstöcke zweier benachbarter Proglottiden eben so wenig von einander getrennt wie die Hoden.

Die **Dottergänge** habe ich an dem von mir untersuchten alten Materiale nicht mit Sicherheit verfolgen können. Ein scharf begrenztes Dotterreservoir (Taf. V, Fig. 8 *dr*) ist vorhanden; es ist wie bei *Bothriocephalus microcephalus* Rud. kugelrund, liegt in der Nähe des Hinterendes der Proglottis in der Medianebene und zwar auch in sagittaler Richtung ungefähr in der Mitte der Markschicht und bedingt den oben geschilderten **U**-förmigen Verlauf des Befruchtungs-

ganges. Die **Schalendrüse** (Taf. V, Fig. 8 *sch*) ist stark entwickelt, sie liegt dorsal der (inneren) Transversalmuskelschicht unmittelbar an.

An dem **Uterus** von *Bothriocephalus imbricatus* lassen sich zwei scharf gesonderte Abschnitte unterscheiden, welche allerdings hinsichtlich ihres räumlichen Umfanges sowohl wie hinsichtlich ihrer physiologischen Bedeutung durchaus ungleichwerthig sind. Der größte Theil des Uterus nämlich bildet einen stark gewundenen Kanal, welcher einen unentwirrbaren im Mittelfelde der Proglottis liegenden Knäuel bildet. Sein Durchmesser ist sehr gering, so dass die gedeckelten Eier (Länge 0,056 mm, Breite 0,035 mm) fast überall nur in einer einfachen Reihe hinter einander angeordnet sind; an dem von mir untersuchten Materiale umschließen sogar die Wände des Uterus die einzelnen Eier so eng, dass derselbe ein perlschnurartiges Aussehen gewinnt. Dieser Kanal mündet nun aber wie bei *Bothriocephalus microcephalus* Rud. nicht direkt nach außen, sondern in einen kleinen spaltförmigen Hohlraum (Taf. V, Fig. 4 und 6 bei *utm*, Fig. 12 und 13), dessen Tiefe in sagittaler Richtung 0,2 mm beträgt, größter Durchmesser in transversaler Richtung im Mittel 0,04 mm, dessgleichen in der Längsrichtung 0,1 mm. Seine 0,02—0,04 mm dicke zellige Wandung lässt nicht die geringste Ähnlichkeit mit derjenigen des eigentlichen Uterus erkennen und erinnert, so weit der histologisch absolut ungenügende Erhaltungszustand des von mir untersuchten alten Materials ein Urtheil gestattete, durch ihren Reichthum an dicht gedrängten spindelförmigen Zellen mehr an die Subcuticula. Wenn ich gleichwohl mich genöthigt sehe, diesen Hohlraum nicht als eine Einstülpung der äußeren Haut nach Analogie des Genitalatriums, sondern als den atriumähnlich erweiterten Endabschnitt des Uterus aufzufassen, so beruht dies darauf, dass erstens die Cuticula der Hautschicht sich nicht in ihn hinein umschlägt, sondern an seiner äußeren Öffnung endet, wie an der Uterusmündung der anderen Bothriocephaliden, sowie dass ferner der Endabschnitt des Uterus von *Bothriocephalus plicatus* Rud. eine ähnliche Modifikation seines Baues erfahren hat. Wenn dagegen Riggenbach (1896) im Anschluss an die Angaben von Matz über *Bothriocephalus microcephalus* Rud. dieses Organ direkt mit der Uterushöhle von *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) und *infundibuliformis* Rud. homologisirt, so scheint es mir zum mindesten fraglich, ob dies berechtigt ist. Ist doch die Uterushöhle dieser beiden Arten keineswegs ein erweiterter End-Abschnitt des Uterus, wie Riggenbach anzunehmen scheint, sondern der die sich entwickelnden Eier bergende Haupt-Abschnitt desselben. Ich komme

auf diese Frage in dem nächsten, vergleichend-anatomischen Kapitel noch einmal zurück, will jedoch zuvor noch einige ergänzende Angaben über die Anatomie der Proglottiden von *Bothriocephalus imbricatus* (Dies.) nachtragen. Einen Scolex habe ich nicht geschnitten.

Was zunächst die **Cuticula** anbetrifft, so ist deren Dicke nicht überall die gleiche. Wie bei allen gegliederten Cestoden ist sie vielmehr am dünnsten (ca. 0,003 mm) an der freien Hinterfläche der Proglottis, während sie an der Außenfläche in der Richtung von vorn nach hinten zu allmählich dicker wird, um schon wesentlich vor der die Außen- und Hinterfläche von einander trennenden Kante ihre größte Dicke von 0,012—0,016 mm zu erreichen. An dem von mir untersuchten alten Materiale ließ sie sehr deutlich eine Zusammensetzung aus zwei verschiedenen Schichten erkennen, welche ungefähr gleich dick sind und sich außer durch ihre Struktur auch durch ihr Verhalten Farbstoffen gegenüber unterscheiden. Eine innere, anscheinend homogene, sich mit Thionin nur schwach färbende Schicht wird von einer äußeren Schicht überkleidet, welche senkrecht zur Oberfläche fibrillär zerfallen ist und sich mit Thionin sehr stark färbt. Ob diese Bilder in der Struktur des lebenden Objektes, in dem Vorhandensein eines Haarbesatzes der Cuticula begründet sind, wie ich ihn z. B. bei *Triaenophorus nodulosus* Pall. gefunden habe, kann natürlich nur durch die Untersuchung gut konservirten Materials entschieden werden.

Von **Nerven** habe ich nur die beiden Hauptnerven, dagegen keine Nebennerven wahrnehmen können. Die nöthigen Angaben über den Verlauf der ersteren sind schon weiter oben gemacht worden, gelegentlich der Besprechung der Genitalleitungswege bez. der Lage von Hoden und Dotterstöcken.

Über das **Wassergefäßsystem** kann ich nichts Genaues berichten. Ich muss mich vielmehr auf die Angabe beschränken, dass wie bei fast allen Bothriocephaliden Inselbildung eine große Rolle spielt und wohl auch in Folge hiervon regelmäßige Längsstämme kaum zu unterscheiden sind, während die einzelnen Gefäße sämmtlich nur sehr geringes Kaliber besitzen.

Eine eingehendere Besprechung dagegen verdient die **Muskulatur**, welche manche Besonderheiten aufweist. Abweichend von ihrem Verhalten bei der Mehrzahl der Bothriocephaliden treten die Fasern der inneren Längsmuskeln in verhältnismäßig großer Zahl zu sehr starken Bündeln zusammen, welche nur in einer einfachen Schicht angeordnet sind (Taf. V, Fig. 4—8 *mli*). Ferner schiebt sich zwischen innerer

und äußerer Längsmuskulatur eine äußere Transversalmuskelschicht ein, wie sie mir bisher in ähnlicher Anordnung nur von *Schistocephalus nodosus* (Rud.) bekannt war. Diese äußeren Transversalmuskeln sind sogar bei *Bothriocephalus imbricatus* (Dies.) und *microcephalus* Rud. (dessen Muskulatur mit derjenigen von *B. imbricatus* vollständig übereinstimmt) stärker entwickelt als die inneren. Bemerkenswerth ist auch, dass beide Transversalmuskelschichten sich an der Grenze zweier Proglottiden nicht unerheblich verstärken (vgl. Taf. V, Fig. 6, 9 und 11), da hierdurch der Übergang vermittelt wird zu dem Verhalten bei manchen Vogeltänien, bei welchen sich gleichfalls an der Grenze zweier Proglottiden zwei (ein inneres und ein äußeres) starke Transversalmuskelbündel finden, ohne dass sonst eine kontinuirliche äußere Transversalmuskelschicht vorhanden wäre. Jedenfalls hat die Muskulatur von *Schistocephalus* nicht mehr die Sonderstellung, welche ich ihr noch kürzlich anwies. Ich hoffe auf diese Verhältnisse gelegentlich noch einmal ausführlicher zurückkommen zu können.

II. Die Genitalorgane der Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen.

In der vorstehenden Schilderung der Genitalorgane von *Bothriocephalus imbricatus* sind wiederholt auch andere Arten zum Vergleich herangezogen worden, namentlich ist häufig auf die große Ähnlichkeit mit *Bothriocephalus microcephalus* Rud. aufmerksam gemacht worden. Immerhin musste ich mir in dieser Beziehung eine gewisse Beschränkung auferlegen, im Interesse einer zusammenhängenden Darstellung des Baues der einen, in erster Linie in Betracht kommenden Art. Es scheint mir desshalb zweckmäßig, das Versäumte nachzuholen und durch eine Vergleichung der Genitalorgane aller bekannten Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen, wenn möglich, eine Grundlage für deren Klassifikation zu gewinnen. Außer den von Riggenbach in der Gattung *Bothriotaenia* Raill. zusammengefassten Arten kommt hierbei besonders noch *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) Rud. in Frage. Mehrere Arten habe ich selbst untersucht, und zwar *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) Rud., sowie *Bothriocephalus plicatus* Rud., *fragilis* Rud. und *rugosus* Rud.; von *Bothriocephalus infundibuliformis* Rud. lagen mir nur unreife Exemplare vor; *Bothriocephalus microcephalus* Rud. konnte ich auf Grund der mir von Herrn Prof. Seeliger gütigst zur Verfügung gestellten Originalpräparate von Matz aus eigener Anschauung kennen lernen. Hinsichtlich aller

übrigen Arten bin ich dagegen allein auf die vorhandenen Litteraturangaben[1] angewiesen, welche indessen leider zu einem erschöpfenden Vergleich nicht ausreichen. Verhältnismäßig am genauesten sind noch die Angaben FUHRMANN's über *Bothriocephalus rectangulum* Rud. trotz des Fehlens von Abbildungen, ohne welche doch aber z. B. das gegenseitige Verhältnis von Vagina, Oviduct, Befruchtungsgang, Dottergang, Schalendrüse und Uteringang kaum anschaulich gemacht werden kann.

Betrachten wir zunächst die **Lage der Genitalöffnungen**. Die Angabe RIGGENBACH's (1896), dass bei allen »Bothriotänien« (d. h. Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen exkl. *Triaenophorus*) sich die Uterusöffnung vor der randständigen Genitalöffnung befinde, kann ich bestätigen und zugleich noch etwas ergänzen. Bei *Triaenophorus nodulosus* hat schon STEUDENER (1877) dasselbe Lageverhältnis beobachtet und bei zwei bisher anatomisch noch unbekannten Arten, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte (außer dem vorstehend geschilderten *Bothriocephalus imbricatus* [Dies.] noch *Bothriocephalus fragilis* Rud.), findet es sich gleichfalls. Ich glaube aber, man kann noch weiter gehen und sagen, dass die Uterusmündung stets in der Nähe des Vorderendes der Proglottis liegt, während die marginalen Genitalöffnungen mit einziger Ausnahme von *Bothriotaenia chilensis* Riggb., bei welcher sie nach RIGGENBACH (1897) dem Hinterende der Proglottis stark genähert sind, ungefähr in der Mitte des Seitenrandes liegen. Auch für *Triaenophorus nodulosus* (Pall.), bei welchem man in Folge des Fehlens der äußeren Gliederung eine scharfe Messung nicht vornehmen kann, trifft diese Angabe wenigstens annähernd zu.

Die randständigen Genitalöffnungen scheinen stets, wie dies gleichfalls schon RIGGENBACH betonte, unregelmäßig abwechselnd zu sein. Indessen ist dieser Wechsel nicht immer ein häufiger. Für *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) giebt schon STEUDENER (1877) an, dass häufig eine Reihe von Genitalöffnungen hinter einander an demselben Seitenrande liegen; auch für *Bothriocephalus rugosus* Rud. liegen ähnliche Beobachtungen vor: z. B. nennt LÖNNBERG (1889) die Genitalöffnungen »Vage alternae (saepe aliquot secundae)«. Wenn LÖNNBERG (1889) Anfangs glaubte, dass *Bothriocephalus suecicus* Lönnbg. (= *B. infundibuliformis* Rud.) einseitige Genitalöffnungen hätte, so hat sich dies inzwischen als ein Irrthum herausgestellt, der durch die auch hier vorhandene Seltenheit des Wechsels veranlasst war.

[1] Vgl. das am Schluss der Arbeit folgende, nach Arten geordnete Litteraturverzeichnis.

Desshalb glaube ich auch kein Gewicht darauf legen zu dürfen, dass ich bei den wenigen von mir untersuchten Proglottiden von *Bothriocephalus fragilis* Rud. die Genitalöffnungen sämmtlich an ein und demselben Seitenrande beobachtete — desshalb glaube ich, dass auch die Angabe Ariola's, bei *Bothriocephalus dalmatinus* Stoss. seien die Genitalöffnungen einseitig, mit Vorsicht aufzunehmen ist. Bei *Bothriocephalus plicatus* Rud., bei welchem Ariola (1896) gleichfalls einseitige Genitalöffnungen angiebt, hatte schon Lönnberg (1891) festgestellt, dass sie unregelmäßig abwechselnd seien, und ich finde auf meinen Präparaten einen sogar häufigen Wechsel. Eben so giebt Linton (1897) für *Dibothrium hastatum* Lint. an, dass die Genitalöffnungen unregelmäßig abwechseln und in der Regel nur je zwei bis drei hinter einander an demselben Rande liegen.

Häufig ist auch der Wechsel, welchen Matz (1892) bei *Bothriocephalus microcephalus* Rud. und ich selbst bei *Bothriocephalus imbricatus* (Dies.) beobachtet haben, indessen ist bei beiden Arten die Zahl der untersuchten Proglottiden zu gering, um ein sicheres Urtheil zu gestatten. Über die Häufigkeit oder Seltenheit des Wechsels bei *Bothriotaenia chilensis* Riggb. und *Bothriocephalus rectangulum* Rud. liegt eine sichere Angabe nicht vor: wenn für letztere Art Ariola (1899) anführt, dass immer je zwei auf einander folgende Proglottiden die Genitalöffnungen auf derselben Seite zeigten, so steht dem die Angabe Fuhrmann's (1896) entgegen, welcher einen unregelmäßigen Wechsel beobachtete. Bei *Bothriocephalus longispiculus* Stoss. sollen die Genitalöffnungen regelmäßig alterniren. Für *Bothriocephalus palumbi* Montic. endlich fehlt jede diesbezügliche Angabe.

Wechselvoller ist die **Lage der Uterusmündung**, welche allerdings stets, wie schon angeführt, in der Nähe des Vorderendes der Proglottis liegt. Bei *Bothriocephalus rugosus* (Gze.), *infundibuliformis* Rud., *fragilis* Rud., *rectangulum* Rud. liegt sie jedoch in der Mittellinie oder doch wenigstens annähernd median, eben so anscheinend bei *Bothriocephalus dalmatinus* Stoss. Auch bei *Bothriotaenia chilensis* Riggenb. scheinen die unregelmäßigen Abweichungen von der Medianlinie nicht erheblich zu sein. Bei *Bothriocephalus microcephalus* Rud. und *imbricatus* (Dies.) ist sie dagegen meist nicht unbeträchtlich seitlich verschoben, unregelmäßig abwechselnd, bald rechts, bald links, und zwar ohne dass sich Beziehungen zur Lage der gleichfalls unregelmäßig abwechselnden randständigen Genitalöffnungen erkennen ließen. Bei *Triaenophorus nodulosus* Rud. ist sie gleichfalls häufig nicht median, sondern ein wenig seitlich verschoben, hier jedoch dann

stets so, dass sie von dem die Genitalöffnung tragenden Gliedrande etwas weiter entfernt ist, als von dem derselben gegenüberliegenden. Bei *Bothriocephalus plicatus* Rud. endlich liegt sie niemals median und zeigt sie gleichfalls Beziehungen zur Lage der marginalen Genitalöffnungen; hier jedoch ist sie dem die Genitalpori tragenden Gliedrande stets genähert, und zwar so stark genähert, dass man sie als submarginal bezeichnen kann (vgl. Taf. IV, Fig. 1). Dass auch bei *Bothriocephalus plicatus* Rud. trotz der großen Kürze der Proglottiden die Uterusmündung vor der randständigen Genitalöffnung liegt, spricht sich darin aus, dass erstere auf der Vorderfläche des freien Seitenblattes der Proglottis liegt, und zwar etwas näher nach dessen proximaler Basis zu (vgl. Taf. VI, Fig. 18). Für *Bothriocephalus palumbi* Montic. und *longispiculus* Stoss. fehlt jede Angabe über die Lage der Uterusöffnung.

Von den männlichen Genitalorganen zeigen die **Hoden** eine sehr verschiedene Lage bei verschiedenen Arten. Für die beiden eben genannten Arten fehlen allerdings auch hierüber wie überhaupt über alle noch zu besprechenden anatomischen Verhältnisse jegliche Angaben.) Bei *Triaenophorus nodulosus* Rud. und bei *Bothriocephalus plicatus* Rud. ist ein deutliches hodenfreies Mittelfeld nicht vorhanden, wohl aber bei allen anderen Arten. Bei *Triaenophorus* erfüllen die Hodenbläschen die ganze Markschicht, so weit dieselbe nicht von anderen Organen eingenommen wird; bei *Bothriocephalus plicatus* Rud. dagegen sind sie auf eine, meist einfache dorsale Schicht beschränkt (vgl. Taf. IV, Fig. 1 *h*). Bei *Bothriocephalus microcephalus* Rud. und *imbricatus* Dies. sind sie im Gegentheil, wie oben geschildert, der Ventralfläche etwas genähert, in Folge der im dorsalen Theil der Markschicht liegenden Dotterstöcke. Bei *Bothriocephalus chilensis* Riggenb., bei welchem gleichfalls die Hoden und die in der Markschicht liegenden Dotterstöcke sich bei Flächenansicht decken, erfahren wir nichts davon, ob die einen dorsal, die anderen ventral liegen, oder ob etwa Hodenbläschen und Dotterstocksfollikel bunt durch einander gewürfelt sind, wie bei einer von mir untersuchten neuen Bothriocephaliden-Species mit dorsalen Genitalöffnungen (*Taphrobothrium japonense* m. aus *Muraenesox cinereus*). Bei den anderen Species mit zwei seitlichen Hodenfeldern (*Bothriocephalus rugosus* Rud., *infundibuliformis* Rud., *fragilis* Rud., *dalmatinus* Stoss., *rectangulum* Rud.) erfüllen die Hoden anscheinend die ganze Markschicht dieser Seitenfelder ohne eine ausgesprochen dorsale oder ventrale Lagerung erkennen zu lassen.

Bemerkenswerth sind noch die Lagebeziehungen zwischen den

Hoden und den Längsnerven. Während bei Bothriocephaliden mit flächenständigen Genitalöffnungen, z. B. bei *Bothriocephalus latus* Brems., die Längsnerven weit nach innen verlagert erscheinen und die Mehrzahl oder doch wenigstens eine verhältnismäßig große Zahl von Hodenbläschen zwischen den Längsnerven und dem Seitenrande liegen, ist dies bei Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen anscheinend nie der Fall. Meist verläuft der Nerv in der Nähe des Seitenrandes, nur bei *Bothriocephalus microcephalus* Rud. und *imbricatus* (Dies.) ist er in Folge der Lagerung der Dotterstöcke mehr nach innen verdrängt. Aber auch bei diesen beiden Arten bildet eben so wie bei fast allen anderen der Nerv die äußere Grenze des Hodenfeldes. Von den mir bekannten Arten macht einzig und allein *Bothriocephalus plicatus* Rud. eine Ausnahme, bei welchem einzelne Hodenbläschen auch noch dorsal und marginal vom Längsnerven liegen (vgl. Taf. IV, Fig. 1 links bei *n*). Für *Bothriocephalus rectangulum* Rud. und *dalmatinus* Stoss., sowie für *Bothriotaenia chilensis* Riggenb. fehlen bisher noch entsprechende Angaben.

Das **Vas deferens** ist bei allen Arten stark geschlängelt, indessen nicht bei allen in gleicher Weise. Bei *Bothriocephalus microcephalus* Rud. und *imbricatus* (Dies.) erstrecken sich die Schlängelungen unverändert über den ganzen Verlauf des Vas deferens und bilden so einen Knäuel, welcher sich von dem inneren Ende des Cirrusbeutels schräg nach innen und hinten bis an die Medianlinie und fast an das Hinterende der Proglottis ausdehnt. Bei *Bothriocephalus rugosus* (Gze.), *infundibuliformis* Rud. und *fragilis* Rud. ist der von den Schlingen des Vas deferens gebildete Knäuel gleichfalls sehr lang gestreckt (vgl. Taf. IV, Fig. 3 *vd* und *vd,*), er zeigt jedoch einen, wenn auch geringfügigen Unterschied gegenüber den beiden vorigen Arten in so fern, als er einerseits nicht so stark schräg nach hinten geneigt ist und außerdem nicht als kompakter Knäuel bis an den Cirrusbeutel heranreicht. Vielmehr ist ein kurzer Endabschnitt des Vas deferens sehr viel schwächer geschlängelt und das allerletzte Ende vor dem Eintritt in den Cirrusbeutel verläuft sogar häufig vollständig gestreckt. Dies Letztere gilt, wie mit Rücksicht auf die Querschnittszeichnung von Matz ausdrücklich hervorgehoben werden muss, auch für *Bothriocephalus rugosus* (Gze.).

Sehr viel wesentlicher sind die Abweichungen, welche *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) und *Bothriocephalus plicatus* Rud. zeigen. Bei beiden Arten lassen sich zwei scharf von einander gesonderte Theile des Vas deferens unterscheiden: ein proximaler, dorsal und annähernd

median gelegener, aus zahlreichen Schlingen bestehender Knäuel und ein distaler, nur schwach geschlängelter Abschnitt (vgl. Taf. IV, Fig. 2 vd_1 und vd_2). Der Knäuel erscheint bei *Triaenophorus* lang gestreckt, ziemlich regelmäßig spindelförmig, bei dem *Bothriocephalus* dagegen hat derselbe eine mehr unregelmäßige Form und ist namentlich, entsprechend der großen Kürze der Proglottiden, in longitudinaler Richtung sehr stark abgeflacht (vgl. Taf. VI, Fig. 17). Bei beiden Arten sind die diesen Knäuel bildenden Schlingen äußerst zartwandig. Der distale, sehr viel weniger stark geschlängelte Theil des Vas deferens tritt bei *Triaenophorus* aus demjenigen Pole der transversal liegenden Spindel aus, welcher von dem die Genitalöffnung tragenden Gliedrande abgewandt ist, um sich nach vorn zu wenden und dann vor dem Knäuel in transversaler Richtung dem Cirrusbeutel zuzustreben (Taf. IV, Fig. 2). Bei *Bothriocephalus plicatus* Rud. löst dieser distale Theil des Vas deferens sich an der der Genitalöffnung zugewandten Seite des Knäuels aus diesem los um direkt in schwachen Windungen nach dem Gliedrande zu zu verlaufen. Beiden Arten ist aber wiederum gemeinsam, dass dieser Abschnitt des Vas deferens eine dickere, zellreichere Wandung besitzt wie die den Knäuel bildenden Schlingen und speciell bei dem *Bothriocephalus* zeichnet sich das Epithel noch dadurch aus, dass es verhältnismäßig sehr lange Cilien besitzt. Es erinnert in Folge dessen an das Flimmerepithel in dem »ESCHRICHT'schen Körper« der Bothriocephaliden mit ventraler Genitalöffnung. Ein direkter Vergleich dieses kugel- bis birnförmigen Organs mit dem in Rede stehenden Theil des Vas deferens von *Bothriocephalus plicatus* Rud. ist jedoch schon desswegen ausgeschlossen, weil letzterer ein verhältnismäßig langer, gewundener Kanal ist, in dessen Wandung Muskelfasern nicht nachweisbar sind.

Von anderen Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen liegen entweder überhaupt keine Angaben über den Verlauf des Vas deferens vor, oder es wird zwar angeführt, dass das Vas deferens sich stark schlängele, ohne dass indessen eine genauere topographische Schilderung gegeben würde. Wenn RIGGENBACH (1896) die starke Schlängelung des Vas deferens als charakteristisch für die »Bothriotänien« und als funktionellen Ersatz für die fehlende Vesicula seminalis auffasst, so kann ich dem jedoch desswegen nicht beistimmen, weil eine ähnliche Schlängelung des Vas deferens sich auch bei allen anderen Bothriocephaliden findet, speciell auch bei den Bothriocephaliden mit ventralen Genitalöffnungen, die doch ausnahmslos eine

stark muskulöse »Samenblase« in dem »ESCHRICHT'schen Körper« besitzen.

Dieses Organ fehlt nun allerdings den Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen in der That; stets tritt vielmehr das Vas deferens direkt in den **Cirrusbeutel** ein. Dieser selbst zeigt bei *Bothriocephalus rugosus* (Gze.), welchen ich meiner vergleichenden Betrachtung zu Grunde legen will, folgendes Verhalten (vgl. hierzu Taf. VII, Fig. 30): Er ist verhältnismäßig klein (Längsdurchmesser 0,22, Querdurchmesser 0,075—0,09 mm), meist birnförmig, mit dem verschmälerten Pole nach außen gewandt. Seine Wandung wird von einer kompakten Muskelschicht gebildet, welche aus sich durchflechtenden Längs- und Ringmuskeln besteht, und welcher außen eine dichte Schicht von zweifellos den Myoblasten angehörenden Kernen anliegt. Auch das den Cirrusbeutel erfüllende Parenchym ist auffällig kernreich. Wenn MATZ (1892) im Gegensatz zu VON LINSTOW (1888) anführt, dass er das den Cirrusbeutel durchziehende Vas deferens fast ganz gerade gefunden habe, so ist dies nur zum Theil richtig. Es lassen sich vielmehr (bei zurückgezogenem Cirrus) an demselben zwei Theile deutlich unterscheiden, ein sehr stark gewundener Ductus ejaculatorius, welcher VON LINSTOW in erster Linie aufgefallen ist, und ein ganz gerade verlaufender Endabschnitt, der eigentliche Cirrus, welcher nur um ein Weniges kürzer, jedenfalls stets über halb so lang ist als der ganze Cirrusbeutel und daher von MATZ fast allein gesehen worden zu sein scheint[1].

Wenn das Vas deferens in den Cirrusbeutel eingetreten ist, bildet es zunächst, ohne eine Veränderung in der Struktur seiner

---

[1] Das Wort »Cirrus« wird von den Autoren in sehr verschiedenem Sinne gebraucht. Um etwaige Missverständnisse zu vermeiden, bemerke ich desshalb ausdrücklich, dass ich mit diesem Namen nur das hervorstülpbare Kopulationsorgan bezeichne. Den Kanal, welcher bei hervorgestülptem Cirrus diesen selbst durchzieht und weiter nach innen zu sich in das Innere des Cirrusbeutels hinein fortsetzt, nenne ich dagegen Ductus ejaculatorius. Ist der Cirrus eingestülpt, so bildet er eine kanalförmige Fortsetzung des Ductus ejaculatorius, welche jedoch, wie aus meiner im Text gegebenen Darstellung ersichtlich, gegen diesen letzteren in der Regel scharf abgegrenzt werden kann. Ich bezweifle wenigstens nicht, dass die Stelle, an welcher der den Cirrusbeutel durchziehende Kanal plötzlich den Charakter seiner Wandung ändert, der Spitze des ausgestülpten Cirrus entspricht, obwohl ich bisher bei keinem Bothriocephaliden den Cirrus vollständig ausgestülpt gesehen habe. Es scheint mir jene Annahme schon allein desshalb berechtigt, weil nur durch sie die histologischen Differenzen im Bau der Wandung des den Cirrusbeutel durchziehenden Kanals eine befriedigende Erklärung finden.

Wandung zu erleiden, zahlreiche Schlingen, welche den Grund des Cirrusbeutels anfüllen und welche es bedingen, dass ungeachtet der durch die wechselnden Kontraktionszustände seiner Wandung bedingten Formverschiedenheiten des Cirrusbeutels derselbe doch nahe seinem proximalen Pole in der Regel seinen größten Querdurchmesser besitzt. In manchen Proglottiden findet man eine oder mehrere dieser Schlingen etwas erweitert und alsdann prall mit Sperma gefüllt; in anderen Proglottiden desselben Alters fehlen derartige lokale Erweiterungen vollständig. Dieselben sind also nur vorübergehende Bildungen, entsprechen jedoch gleichwohl dem, was man bei Trematoden und Täniaden als Vesicula seminalis bezeichnet, sehr viel vollständiger als der »Eschricht'sche Körper« der Bothriocephaliden mit ventralen Genitalöffnungen und verdienen also die Bezeichnung »Samenblase« mit größerem Rechte als jener.

Scharf von diesem geschlängelten Ductus ejaculatorius gesondert ist der Endabschnitt des männlichen Leitungsweges, welcher allein als Cirrus bezeichnet zu werden verdient. Derselbe verläuft bei *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) im eingestülpten Zustande stets fast vollständig gerade ungefähr in der Achse des Cirrusbeutels, unterscheidet sich aber außerdem auch noch wesentlich durch die Struktur seiner Wandung. Die den Kanal innen auskleidende Cuticula ist nämlich ganz erheblich dicker wie die dünne cuticulare Auskleidung des Ductus ejaculatorius und des Vas deferens und eben so dick wie die Cuticula der äußeren Körperoberfläche, speciell des Genitalatriums. Ihre dem Lumen zugewandte Oberfläche ist aber nicht etwa eben, sondern sehr stark zerklüftet, derart, dass die ganze Cuticula aus zahlreichen ziemlich unregelmäßig geformten papillenähnlichen Erhebungen zusammengesetzt zu sein scheint. In der Struktur der Subcuticula ist dieser Zerfall der Cuticula anscheinend nicht begründet und jedenfalls ist die Grenze zwischen Cuticula und Subcuticula immer durchaus eben, d. h. auf Längsschnitten durch den Cirrus eine gerade Linie, auf Querschnitten ein regelmäßiger Kreis. Während bei dem Aufbau des eigentlichen Vas deferens Muskelfasern keine Rolle spielen, besitzt der Cirrus eine dünne Schicht von subcuticularen Längsmuskeln, welche kontinuirlich in die muskulöse Wandung des Cirrusbeutels übergehen. Außerdem finden sich noch Retraktoren des Cirrus in Gestalt von Muskelfasern, welche das Parenchym des Cirrusbeutels radiär durchsetzend, von dem Cirrus zu der muskulösen Wandung des Beutels verlaufen.

Der Cirrusbeutel von *Bothriocephalus fragilis* Rud. stimmt in

seinem Bau vollständig mit demjenigen von *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) überein. Die Unterschiede, welche meine Präparate aufweisen, betreffen nur Details des Baues und lassen den Plan des Ganzen unverändert: Die Größe des Cirrusbeutels ist ziemlich die gleiche wie bei *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) (Länge 0,23 mm, größter Querdurchmesser 0,07 mm), seine muskulöse Wandung ist dagegen etwas dünner wie bei letzterem (vgl. Taf. VII, Fig. 29 und 30). Außen liegt dieser Muskelschicht wieder eine einfache Schicht dichtgedrängter Kerne an, welche den Myoblasten angehören dürften. Eine eben solche Kernschicht liegt dem Muskelsacke aber auch an seiner Innenfläche unmittelbar an, während im Inneren des Cirrusbeutels von *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) die Kerne ziemlich gleichmäßig vertheilt sind.

Der Cirrus von *Bothriocephalus fragilis* Rud. verläuft im eingestülpten Zustande nicht gestreckt, sondern etwas gewunden (vgl. Taf. VII, Fig. 29), gleicht im Übrigen jedoch völlig demjenigen von *Bothriocephalus rugosus* (Gze.). Der Ductus ejaculatorius ist wieder sehr stark geschlängelt; seinen Endabschnitt finde ich in den wenigen von mir untersuchten Proglottiden stets mehr oder weniger beträchtlich erweitert zu einer mit Sperma erfüllten Vesicula seminalis (vgl. die Abbildung). Dieselbe grenzt auf meinen Präparaten stets unmittelbar an das innere Ende des eingestülpten Cirrus und entspricht also demjenigen Theile des Ductus ejaculatorius, welcher bei hervorgestülptem Cirrus diesen selbst durchziehen würde. Diese Lage der die Vesicula seminalis bildenden Erweiterung des Ductus ejaculatorius giebt uns wohl das Recht, sie eben so wie die analoge Erweiterung bei *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) als inkonstant anzusehen.

Mit beiden bisher besprochenen Arten stimmt anscheinend auch *Bothriocephalus infundibuliformis* Rud. überein, sowie *Bothriocephalus rectangulum* Rud., bei welchem letzteren Fuhrmann (1896) »sehr oft« eine kleine Vesicula seminalis innerhalb des Cirrusbeutels beobachtet hat. Bei allen vier Arten hat auch der Cirrusbeutel ungefähr dieselbe Größe.

Bei *Bothriocephalus microcephalus* Rud., sowie bei *Bothriocephalus imbricatus* (Dies.), dagegen ist er, wie schon weiter oben betont wurde, ganz erheblich größer; doch scheint dies die wesentlichste Differenz gegenüber *Bothriocephalus rugosus* Rud. und den anderen erwähnten Arten zu sein. Feinere Details ließen sich naturgemäß bei dem Alter der von Matz (1892) bez. von mir untersuchten Exemplare nicht mehr feststellen. Jedenfalls aber ist eine kompakte Mus-

kelschicht der Hauptbestandtheil der Wandung des Cirrusbeutels, dessen Inneres von muskelarmem Parenchym erfüllt wird. Der den Cirrusbeutel durchsetzende Kanal ist auch hier wieder in seinem proximalen Theil als Ductus ejaculatorius stark geschlängelt, während gleichzeitig seine Wandung einen wesentlichen Unterschied gegenüber dem eigentlichen Vas deferens kaum aufweisen dürfte. Eine mit Sperma gefüllte Erweiterung (Vesicula seminalis) habe ich nicht beobachtet, ohne indessen diesem negativen Befunde irgend welches Gewicht beilegen zu können. Die Fortsetzung dieses geschlängelten Kanales bildet wiederum der eingestülpte Cirrus in dem oben definirten Sinne, dessen cuticulare Wandung auch in ihrem Bau bez. in ihrer starken Zerklüftung vollständig mit derjenigen von *Bothriocephalus rugosus* Rud. und *fragilis* Rud. übereinstimmt. Doch ist der Cirrus von *Bothriocephalus imbricatus* (Dies.) noch stärker gewunden, wie derjenige von *Bothriocephalus fragilis* Rud. (Taf. VII, Fig. 31 *c*).

Ist demnach der Cirrusbeutel bei den bisher besprochenen Arten im Wesentlichen völlig gleich gebaut, so zeigt derjenige von *Bothriocephalus plicatus* Rud. schon größere Abweichungen von dem bisher beschriebenen Verhalten.

Die Wandung des Cirrusbeutels ist bei *Bothriocephalus plicatus* Rud. außerordentlich mächtig. Ihre Dicke beträgt durchschnittlich 0,07—0,08 mm. Die Muskelfasern sind in ihr nicht so dicht zusammengedrängt wie an dem Cirrusbeutel der bisher besprochenen Arten, vielmehr ist das Parenchym, in welches die einzelnen Fasern eingebettet sind, etwas stärker entwickelt, so dass die Muskelmasse im Vergleich zu den anderen Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen etwas aufgelockert erscheint.

Die Anordnung der Muskelfasern ist eine sehr charakteristische. Wie bei so vielen Cestoden lassen sich zwei deutliche Muskelschichten unterscheiden: eine innere von längs verlaufenden und eine äußere von sich stärker durchflechtenden, jedoch der Mehrzahl nach im Wesentlichen cirkulär verlaufenden Muskeln. Das Mächtigkeitsverhältnis dieser beiden Schichten ist in den verschiedenen Theilen des Cirrusbeutels ein sehr verschiedenes (vgl. Taf. VI, Fig. 21). Am distalen Ende des Muskelsackes, dort wo derselbe in den Cirrus selber übergeht, finden sich so gut wie ausschließlich Längsmuskeln. Proximalwärts nehmen diese jedoch immer mehr an Zahl und Mächtigkeit ab, während gleichzeitig die äußeren Ringmuskeln immer zahlreicher auftreten, bis schließlich (wie in Taf. VI, Fig. 19) die Wandung des Cirrusbeutels fast nur aus diesen Ringmuskeln gebildet

wird und nur noch eine einfache Lage von Längsmuskelfasern die Grenze gegen das das Innere des Sackes erfüllende Parenchym bildet. Andererseits ist jedoch auch der Verlauf der Muskelfasern der äußeren Schicht, je näher dem Grunde des Cirrusbeutels um so weniger ein regelmäßig cirkulärer. Schließlich durchflechten sich dieselben so stark, dass man sie kaum noch als »Ringmuskeln« bezeichnen kann. Ganz besonders unregelmäßig erscheint das von ihnen gebildete Flechtwerk dort, wo das Vas deferens die Wandung des Cirrusbeutels durchsetzt.

Mit diesem etwas unregelmäßigen Verlaufe, sowie mit der schon hervorgehobenen etwas weniger dichten Anordnung der Muskelfasern der äußeren Schicht steht es im Zusammenhange, dass der Cirrusbeutel bei *Bothriocephalus plicatus* Rud. gegen seine Umgebung nicht so scharf abzugrenzen ist, wie bei den übrigen von mir untersuchten Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen. Vielmehr treten hier und da, je näher seinem Grunde um so häufiger Muskelfasern aus dem umgebenden Parenchym in seine Wandung ein.

Die Myoblasten, welche bei *Bothriocephalus rugosus* und *fragilis* in dicht gedrängter Lage dem Cirrusbeutel außen anliegen und somit seine Abgrenzung gegen das umgebende Parenchym vermitteln helfen, haben bei *Bothriocephalus plicatus* Rud. eine wesentlich andere Lage. Eine einheitliche als Myoblasten zu deutende Zellschicht fehlt hier vollkommen, die Myoblasten liegen vielmehr zerstreut zwischen den Muskelfasern selber.

War in den von mir untersuchten Proglottiden von *Bothriocephalus rugosus* (Gze.), *fragilis* Rud. und *imbricatus* (Dies.) der Cirrus stets vollkommen eingestülpt, so habe ich ihn im Gegentheil bei *Bothriocephalus plicatus* Rud. niemals gänzlich eingestülpt gesehen. In der Regel war er ungefähr zur Hälfte vorgestreckt, wie dies Taf. VI, Fig. 21 zeigt. Bei diesem mittleren Kontraktionszustande ist die Länge des Cirrusbeutels 0,7 mm, sein größter Durchmesser 0,35 mm. Der Cirrus ist von dem Cirrusbeutel auf meinen Präparaten stets durch eine ringförmige Einschnürung abgesetzt. Von dieser aus steigt sein Durchmesser rasch auf wiederum 0,35 mm, um sich nach dem freien Ende zu je nach dem Kontraktionszustande mehr oder weniger rasch zu verjüngen. Bei stärkerer Ausstülpung erscheint der Cirrus birnförmig, wie in Taf. IV, Fig. 1. Die Länge des in dieser Figur zur Darstellung gebrachten Cirrus, des am weitesten hervorgestülpten, welchen ich beobachtet habe, betrug 0,6 mm. Bei vollständiger Ausstülpung muss dieselbe jedoch noch wesentlich größer sein, anscheinend mindestens 1,0 mm.

Schon LÖNNBERG (1891) giebt an, dass die äußere Fläche des Cirrus bei *Bothriocephalus plicatus* Rud. »nicht glatt, sondern dicht mit konischen Papillen besetzt« sei. Das kann ich vollkommen bestätigen. Aber diese »Papillen« sind keineswegs den im Genitalatrium von *Bothriocephalus latus* Brems., *Bothridium pythonis* Blainv., *Duthiersia fimbriata* (Dies.) und anderen Arten beobachteten Papillen homolog. Sie verdanken ihre Entstehung vielmehr nur einer Zerklüftung der Cuticula, denn sie werden nur von dieser gebildet, während die Grenzlinie zwischen Cuticula und Subcuticula glatt unter ihnen hinwegzieht. Es ist dies also vollständig das gleiche Verhalten wie bei dem Cirrus der bisher beschriebenen Arten und dass die »Papillen« an der Basis des Cirrus kleiner werden, steht auch damit im Einklang, dass bei diesen anderen Arten, bei welchen ich den Cirrus stets nur vollkommen eingestülpt beobachtet habe, kurz vor der männlichen Genitalöffnung die Zerklüftung der Cuticula gleichfalls geringer wird. Eben so sind die »Papillen« jedoch auch wieder etwas kleiner an der Spitze des Cirrus bez. an dem inneren Ende des eingestülpten Cirrus. Endlich muss noch ausdrücklich hervorgehoben werden, dass die Form der »Papillen« keineswegs so regelmäßig konisch sind, wie man dies nach LÖNNBERG's Schilderung annehmen könnte. Ihre Zuspitzung ist weder eine vollkommene noch eine gleichmäßige, meist sind sie vielmehr an ihrer Spitze quer abgestutzt. Auf Flächenschnitten durch die Cuticula sieht man, dass ihr Querschnitt unregelmäßig-polygonal ist und dass sie durch netzförmig angeordnete Furchen von einander geschieden werden. Eben dies veranlasst mich denn auch die ganze Erscheinung als eine Zerklüftung der Cuticula zu bezeichnen und verhindert mich andererseits an einem direkten Vergleich mit dem Stachelbesatz am Cirrus der Täniiden. Dürfte es doch kaum zweifelhaft erscheinen, dass die funktionelle Bedeutung jener unregelmäßigen Zerklüftung der Cuticula dieselbe ist wie diejenige der regelmäßigen Bestachelung und erscheint es doch wenigstens nicht ausgeschlossen, dass die letztere sich im Laufe der Phylogenese aus der ersteren entwickelt hat.

Die Längsmuskelfasern, welche in der muskulösen Wandung des Cirrusbeutels, wie schon oben angeführt, je näher nach dem Seitenrand der Proglottis zu um so mehr vorherrschen, setzen sich in den Cirrus hinein fort, indem sie z. Th. dicht unter dessen Cuticula hinziehen, z. Th. in das den Cirrus erfüllende Parenchym ausstrahlen (vgl. Taf. VI, Fig. 21). Die Häufung dieser Muskelfasern unter der Cuticula bedingt es, dass die Kerne der Subcuticularzellen von der Cuticula

ziemlich weit abgedrängt sind (vgl. Taf. IV, Fig. 1). Die Subcuticularzellen bilden demnach einen wesentlichen Theil der von Lönnberg im Inneren des Cirrus beobachteten »reichlichen Zellenmasse«, doch gehören zu dieser letzteren anscheinend auch noch Myoblasten der in den Cirrus hinein ausstrahlenden und als Retraktoren desselben fungirenden Längsmuskeln.

Der im Cirrusbeutel eingeschlossene Ductus ejaculatorius ist wie bei den weiter oben besprochenen Arten ein stark gewundener Kanal, doch ist auch er eben so wie der ganze Cirrusbeutel durch eine komplicirtere Struktur ausgezeichnet. Wie schon Lönnberg (1891) vermuthet hatte, ist er von einem Wimperepithel ausgekleidet und gleicht also hierin dem Vas deferens. Während ich jedoch in diesem letzteren Muskelfasern nicht habe nachweisen können, besitzt der Ductus ejaculatorius eine kräftige Tunica musculosa. Schon Lönnberg war die Festigkeit seiner Wandung aufgefallen. Dieselbe wird bedingt durch die unter dem Epithel liegende und gegen das umgebende Parenchym scharf abzugrenzende Schicht dicht verfilzter Muskelfasern, unter welchen Ringmuskeln stark prävaliren.

Prostatadrüsen finden sich im Cirrusbeutel von *Bothriocephalus plicatus* Rud. eben so wenig wie bei den anderen von mir untersuchten Bothriocephaliden.

Während die Differenzen in dem Bau des Cirrusbeutels von *Bothriocephalus plicatus* Rud. einerseits und den übrigen besprochenen Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen im Wesentlichen nur auf einem verschiedenen Komplikationsgrade beruhen und der Bauplan bei den Cirrusbeuteln dieser verschiedenen Arten demnach in der Hauptsache der gleiche ist, finden sich erhebliche größere Abweichungen von diesem Bauplane bei dem Cirrusbeutel von *Triaenophorus nodulosus* (Pall.), welcher neuerdings von Sabussow (1898) näher untersucht worden ist.

Schon bei oberflächlicher Betrachtung fällt derselbe durch seine außerordentliche Länge bei verhältnismäßig sehr geringem Durchmesser auf (vgl. Taf. VII, Fig. 28). Steudener (1877) giebt die Länge auf 0,62 mm an, ich selber messe gar bis zu 0,95 mm, d. h. der Cirrusbeutel von *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) ist ungefähr viermal so lang als derjenige von *Bothriocephalus rugosus* (Gze.), *infundibuliformis* Rud., *fragilis* Rud. und *rectangulum* (Bloch.) und doppelt so lang wie der doch schon auffällig große Cirrusbeutel von *Bothriocephalus imbricatus* (Dies.) und *microcephalus* Rud. Sein Durchmesser ist dagegen mit nur ca. 0,075 mm ungefähr der gleiche

wie bei den zuerst genannten vier Bothriocephaliden; nur an dem kolbig erweiterten inneren Ende des Cirrusbeutels steigt der Durchmesser auf ca. 0,15 mm, d. h. auf das Doppelte des für den weitaus größten Theil des Organs geltenden Maßes.

Die Wandung des Cirrusbeutels von *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) entspricht in ihrem Bau vollständig derjenigen von *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) und dessen Verwandten. Sie wird gebildet von einer verhältnismäßig dünnen Muskelschicht, welcher außen eine Schicht dicht gedrängter Kerne, anscheinend der zugehörigen Myoblasten, aufgelagert erscheint. Diese dicht verfilzte Muskulatur ist am kräftigsten entwickelt am erweiterten Grunde des Organs, um von dort aus distalwärts allmählich immer schwächer zu werden.

Der diesen Cirrusbeutel durchziehende Abschnitt des Vas deferens zeichnet sich vor Allem dadurch aus, dass es ohne irgend welche Windung zu machen, vollständig gestreckt verläuft und die kolbenförmige Gestalt des Cirrusbeutels getreu wiederholt. Nachdem nämlich das Vas deferens die Wandung des Cirrusbeutels in schräger Richtung durchsetzt hat, erweitert es sich plötzlich sehr stark, so dass man auch hier wohl von einer Vesicula seminalis sprechen darf, obwohl ich allerdings in diesem Organ niemals Spermatozoen angehäuft gesehen habe. Distalwärts verjüngt sich diese Vesicula zwar nicht plötzlich, aber doch verhältnismäßig rasch, um in einem in der Achse des Cirrusbeutels verlaufenden dünnen Kanale ihre Fortsetzung zu finden.

Die Wandung der Vesicula ist, wie dies schon Steudener (1877) betont und Sabussow (1898) bestätigt hat, stark muskulös. Die Anordnung dieser auffällig grobfaserigen Muskulatur ist eine durchaus unregelmäßige: die mehr oder weniger schräg verlaufenden Muskelfasern bilden, wie ich im Gegensatze zu Sabussow betonen muss, ein wirres Geflecht, welches namentlich auf Tangentialschnitten durch die Wandung des Cirrusbeutels sehr schön hervortritt.

Diese Muskulatur setzt sich, wie gleichfalls schon bekannt ist, auf den Anfangstheil des den Cirrusbeutel durchziehenden Kanals fort. Dort aber wird ihre Anordnung nun in der That eine sehr regelmäßige. Durchaus in Übereinstimmung mit Sabussow's Schilderung finde ich eine innere Lage einschichtiger Ringmuskeln, umgeben von einer stärker entwickelten äußeren Längsmuskelschicht. Im Ganzen ist es ungefähr die Hälfte des Kanals, welche diese muskulöse Hülle besitzt, doch hört die Ringmuskulatur schon ein wenig früher auf wie die Längsmuskulatur (vgl. Taf. VII, Fig. 28).

Der größte Theil des den Cirrusbeutel durchziehenden Kanals ist eben so wie die an seinem proximalen Ende gelegene Vesicula innen von einer sehr dünnen Cuticula ausgekleidet. Etwas vor der Mündung des Kanals in das Genitalatrium ändert sich jedoch ziemlich plötzlich der Charakter der Kanalwandung. Die Cuticula wird sehr viel dicker und nunmehr erscheint ihre freie Oberfläche auch nicht mehr glatt, sondern durchaus unregelmäßig. Wir finden eine ähnliche Zerklüftung wie bei den bisher besprochenen Arten an der Cuticula des Cirrus. Ich halte mich hiernach für berechtigt, diesen Endabschnitt des männlichen Leitungsweges bei *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) wiederum als Cirrus aufzufassen und dementsprechend dann auch den dünnwandigen Kanal, welcher zwischen Vesicula seminalis und Cirrus ausgespannt ist, als Ductus ejaculatorius zu bezeichnen. Da dieser letztere hier völlig gestreckt verläuft, ist eine Ausstülpung des Cirrus nur möglich durch eine Verkürzung des langgestreckten Cirrusbeutels. Wahrscheinlich ist jedoch mit der Hervorstülpung des Cirrus auch eine Streckung der Vesicula seminalis verbunden. Hierfür spricht wenigstens, dass ich die Wandung derselben mit Ausnahme der medianwärts gewandten Fläche stets sehr stark gefaltet gefunden habe. Eine Ausgleichung dieser Falten durch Muskelwirkung ist jedenfalls möglich und muss eine nicht ganz unbedeutende Streckung zur Folge haben. Übrigens sei hier ausdrücklich betont, dass die Hervorstülpbarkeit des Cirrus von *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) nicht etwa nur eine mehr oder weniger berechtigte hypothetische Annahme von mir ist. Vielmehr hat Zograff (1877) in einer seiner Abbildungen (Taf. IV, Fig. 20) einen hervorgestülpten Cirrus gezeichnet.

In dem Parenchym, welches die Wandung des Cirrusbeutels und diejenige des ihn durchziehenden Kanals (Ductus ejaculatorius und Cirrus) von einander trennt, habe ich Muskelfasern nicht mit Sicherheit nachweisen können.

Schließlich seien noch die Angaben Riggenbach's (1897) über den Cirrusbeutel von *Bothriotaenia chilensis* Riggb. erwähnt. Dieser schließt sich hiernach durchaus an den Typus von *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) an. Riggenbach nennt den ganzen im Cirrusbeutel eingeschlossenen Kanal »Cirrus«, und den von mir als Cirrus bezeihneten Theil desselben »Penis«. Die Cuticula des Cirrus soll regelmäßig quer geringelt sein; b es sich hierbei nicht auch vielmehr um eine unregelmäßige Zerklüftung in der Längs- wie in der Querrichtung handelt? Retraktoren des Cirrus finden sich in derselben

Weise wie ich sie bei *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) und *fragilis* Rud. gesehen habe. Außerdem sollen innerhalb des Cirrusbeutels zahlreiche Prostatadrüsen vorhanden sein, welche ich bisher noch bei keinem einzigen Bothriocephaliden gefunden habe.

Hinsichtlich der **Lagebeziehungen zwischen der männlichen und der weiblichen Genitalöffnung** und ihrer Variabilität kann auf das früher bei Besprechung der Genitalorgane von *Bothriocephalus imbricatus* (Dies.) Gesagte verwiesen werden. Hier sei nur noch betont, dass sich ungeachtet dieser Variabilität doch auch unzweifelhaft Verschiedenheiten bei den einzelnen Arten ergeben. So scheint z. B. bei *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) die Mündung der Vagina stets dorsal von derjenigen des Cirrusbeutels zu liegen, bei *Bothriocephalus plicatus* Rud. umgekehrt stets ventral.

Ein **Sphincter vaginae** findet sich einzig und allein bei *Bothriocephalus plicatus* Rud., bei welchem er jedoch sehr stark entwickelt ist. Der diesen Sphincter durchsetzende Mündungsabschnitt der **Vagina** ist von einer dünnen Cuticula ausgekleidet und erweitert sich unmittelbar nach innen von dem Sphincter plötzlich ziemlich stark (vgl. Taf. IV, Fig. 1 bei *sv*). Von dieser Erweiterung aus entspringt dann scharf abgesetzt die eigentliche Vagina, welche in der eben citirten Abbildung nur durch eine einfache schwarze Linie wiedergegeben ist, und welche sich von dem Mündungsabschnitt auch durch die Struktur ihrer Wandung scharf unterscheidet. Sie besitzt keine cuticulare Auskleidung, sondern eben so wie das Vas deferens ein Flimmerepithel. Auch ist sie, wenigstens in ihrer distalen Hälfte, von einer kräftigen Tunica musculosa umgeben, welche durchaus der schon besprochenen Muskelschicht des Ductus ejaculatorius derselben Art entspricht.

An der Vagina der anderen von mir untersuchten Arten habe ich eine solche Muskelschicht nicht nachweisen können, und auch hinsichtlich des Flimmerepithels steht *Bothriocephalus plicatus* Rud. anscheinend isolirt da. Bei *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) und *fragilis* Rud. ist die Vagina von einer ziemlich dicken Cuticula ausgekleidet, und auch die Vagina von *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) ist durch den Besitz einer Cuticula ausgezeichnet, welche hier allerdings nur sehr dünn ist. Schon Steudener (1877) hatte angegeben, dass diese cuticulare Auskleidung der Vagina von *Triaenophorus* einen feinen Härchenbesatz trage. Sabussow (1898) hat von solchen Härchen nichts gesehen, gleichwohl ist Steudener's Beobachtung vollkommen richtig. Ich kann sie durchaus bestätigen. Freilich sind

diese Härchen sehr klein und unterscheiden sich schon hierdurch wesentlich von den langen Cilien in Vas deferens und Vagina von *Bothriocephalus plicatus* Rud., deren Länge ungefähr dem Radius des Kanalquerschnittes gleich kommt. Auch steht der Homologisirung beider Gebilde die cuticulare Auskleidung der Vagina bei *Triaenophorus* im Wege, welche es nicht gestattet, hier von einem Wimperepithel zu sprechen, während andererseits die zellige Auskleidung von Vas deferens und Vagina bei *Bothriocephalus plicatus* Rud. im gefärbten Schnitt alle histologischen Merkmale eines Wimperepithels besitzt.

Bemerkenswerth sind die **Lagebeziehungen zwischen den Genitalleitungswegen und den Längsnerven.** Nur bei *Bothriocephalus microcephalus* Rud. und *imbricatus* (Dies.) verläuft der Nerv ventral von Cirrusbeutel und Vagina; bei allen anderen mir aus eigener Anschauung bekannten Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen, sowie nach FUHRMANN bei *Bothriocephalus rectangulum* Rud. dagegen dorsal. Für *Bothriotaenia chilensis* Riggb. und die anderen nur ungenügend bekannten Arten fehlen diesbezügliche Angaben.

Der Verlauf der Vagina weiter nach dem Inneren der Proglottis wird unten im Zusammenhange mit dem Verlauf der übrigen weiblichen Genitalleitungswege besprochen werden.

Die auffälligsten Verschiedenheiten weisen unter den Bestandtheilen des weiblichen Genitalapparates die **Dotterstöcke** auf. Bei *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) und bei *Bothriocephalus plicatus* Rud. fehlt ein dotterstocksfreies Mittelfeld vollständig, und bei beiden Arten liegen die Dotterstocksfollikel sämmtlich nach außen von der gesammten Längsmuskulatur (vgl. Taf. IV, Fig. 1 und 2): bei dem ungegliederten *Triaenophorus* in mantelförmiger Anordnung zwischen Längsmuskeln und Subcuticula, ohne dass die den verschiedenen auf einander folgenden Genitalsegmenten zugehörigen Follikel gegen einander abzugrenzen wären — bei dem kurzgliederigen *Bothriocephalus* in ringförmiger Anordnung in den freien, sich blattartig deckenden Außentheilen der einzelnen Proglottiden, die Follikel der auf einander folgenden Proglottiden scharf von einander gesondert durch die zwischen den letzteren einschneidenden tiefen Ringfurchen (vgl. Taf. VI, Fig. 17—19).

Bei *Bothriocephalus rugosus* (Gze.), *infundibuliformis* Rud. und *fragilis* Rud. liegen die Dotterstöcke dagegen größtentheils zwischen den Bündeln der Längsmuskulatur, indem sie jedoch ein schmales

median gelegenes Feld, sowohl auf der Dorsal- wie auf der Ventralfläche frei lassen. Im Einzelnen zeigen sich freilich noch Differenzen zwischen den einzelnen Arten: bei *Bothriocephalus infundibuliformis* Rud., von welchem mir geschlechtsreife Proglottiden nicht zur Verfügung standen, finden sich nach MATZ Dotterstocksfollikel nur zwischen den Längsmuskelbündeln; bei *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) dagegen liegen einzelne Follikel auch noch nach innen von den Längsmuskeln in der Markschicht; bei *Bothriocephalus fragilis* Rud. endlich liegen die Dotterstöcke am oberflächlichsten, indem einzelne Follikel sich auch noch zwischen Längsmuskulatur und Subcuticula finden (vgl. Taf. IV, Fig. 3).

Bei *Bothriocephalus dalmatinus* Stoss. scheinen die Dotterstöcke gleichfalls in der Rindenschicht zu liegen (più vicino alla periferia che al centro), die Lagebeziehung zur Muskulatur ist jedoch nicht angegeben. Bei einer Reihe anderer Arten dagegen liegen dieselben ausschließlich in der Markschicht, wenn sich auch einzelne Follikel noch zwischen die Längsmuskelbündel eindrängen.

Bei *Bothriocephalus imbricatus* (Dies.) und *microcephalus* Rud. erfüllen die Dotterstöcke marginal von den Längsnerven die ganze Markschicht, doch stehen diese beiden seitlichen Felder durch eine dorsal gelegene Schicht von Drüsenfollikeln mit einander in Zusammenhang. Betreffs aller weiteren Details kann auf die oben gegebene ausführliche Darstellung verwiesen werden.

Bei *Bothriocephalus rectangulum* Rud. liegen die Dotterstöcke nach FUHRMANN gleichfalls »vollkommen im Markparenchym, und zwar nur marginal, die Transversalmuskeln des Parenchyms seitlich, dorsal und ventral berührend, und so zwei nur wenig breite Bänder zu beiden Seiten der median gelegenen Theile der Geschlechtsorgane bildend. Die Dotterstöcke werden von den seitlich ausmündenden Geschlechtsdrüsen durchbohrt, umschließen diese also an der betreffenden Stelle vollkommen«. Später spricht FUHRMANN von einer »auffallenden Ähnlichkeit« des *Bothriocephalus rectangulum* Rud. mit den »Ichthyotänien«. Die Lagebeziehung der Dotterstöcke zu den Längsnerven wird nicht angegeben, letztere selbst werden jedoch als »seitlich den Längsfasern anliegend« bezeichnet. Dass die Dotterstöcke marginal vom Nerven liegen, entsprechend dem marginalen Dotterfeld von *Bothriocephalus imbricatus* (Dies.) und *microcephalus* Rud., kann mit Rücksicht auf diesen Ausdruck vielleicht ausgeschlossen werden; ob aber die Längsnerven auf Querschnitten von den Dotterstocksfollikeln fast vollständig umschlossen erscheinen, wie ich dies

z. B. bei *Ichthyotaenia osculata* (Gze.) gefunden habe, oder ob vielmehr die Nerven marginal von den Dotterstöcken liegen, wie Krämer dies für *Ichthyotaenia ocellata* (Rud.) zeichnet, bleibt in Dunkel gehüllt.

Auch bei *Bothriotaenia chilensis* Riggenb. liegen die Dotterstöcke »seitlich« und »dans le parenchym médullaire«. In der Flächenansicht decken sie sich mit den Hoden, wie aus der von Riggenbach (1897) gegebenen Abbildung einer reifen Proglottis hervorgeht; Näheres über die gegenseitigen Lagebeziehungen von Dotterstöcken, Hoden und Längsnerv erfahren wir jedoch nicht.

Der **Keimstock** von *Bothriocephalus imbricatus* (Dies.) erinnert seiner Form nach, wie schon oben betont wurde, an denjenigen von *Bothriocephalus latus* (L.). Wie bei dieser Art, stellt er eine verhältnismäßig dünne, ventral gelegene Zellplatte dar und ist seine Zweitheilung scharf ausgesprochen; besonders auffällig ist aber die sehr starke Lappung, welche es mit sich bringt, dass einzelne Ovarialschläuche sich weit zwischen die Längsmuskelbündel hineindrängen. Während nun der Keimstock bei *Bothriocephalus microcephalus* Rud. sich sehr ähnlich verhält, weist er bei anderen Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen wesentlich andere Formverhältnisse auf. Bei *Bothriocephalus rugosus* (Gze.), *infundibuliformis* Rud. und *fragilis* Rud. kann man ihn am besten als nierenförmig bezeichnen: sein sagittaler Durchmesser ist recht beträchtlich, seine Zweitheilung nur sehr wenig ausgesprochen (durch eine leichte Konkavität der vorderen und dorsalen Begrenzung), seine Lappung eine sehr unbedeutende (vgl. Taf. IV, Fig. 3). Ähnlich scheint nach Fuhrmann's (1896) Schilderung sich auch der Keimstock von *Bothriocephalus rectangulum* Rud. zu verhalten. Auch bei *Bothriocephalus plicatus* Rud. ist eine Zweitheilung des Keimstockes kaum ausgesprochen, trotz einer nicht ganz unbeträchtlichen Lappung desselben; hier ist auch im Gegensatz zu den letztgenannten Arten der Sagittaldurchmesser wieder verhältnismäßig unbedeutend. Wenn gleichwohl der der ventralen Muskelschicht unmittelbar anliegende Keimstock nicht in sagittaler Richtung abgeplattet erscheint, wie bei *Bothriocephalus imbricatus* (Dies.) und *microcephalus* Rud., wenn er vielmehr nur in der transversalen Richtung stark gestreckt ist und der Längsdurchmesser noch wesentlich mehr zurücktritt wie der Sagittaldurchmesser, so hängt dies jedenfalls mit der Kürze der Proglottiden zusammen. Doch ist bei *Bothriocephalus plicatus* Rud. der ganze Keimstock auffällig klein (vgl. Taf. IV, Fig. 1, Taf. VI, Fig. 17 und 20).

Während bei allen diesen Arten der Keimstock median gelegen ist, ist er bei *Bothriotaenia chilensis* Riggenb. und bei *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) seitlich verschoben und dem die Genitalöffnung tragenden Gliedrande stark genähert. Bei der erstgenannten Art stellt er »eine länglich-runde kleine Zellgruppe« dar, »une masse cellulaire, de forme ronde, allongée, à limites irrégulières«, an welcher eine Zweitheilung nicht hervortritt. Bei *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) ist dagegen diese Zweitheilung sehr scharf ausgesprochen. Der Keimstock besteht hier aus zwei stark entwickelten und fast bis an die dorsale Muskelschicht heranreichenden Hälften, welche nur durch eine verhältnismäßig schmale Zellbrücke in Zusammenhang stehen. Auch die Lappung ist nicht unbeträchtlich, indessen sind die einzelnen Ovarialschläuche, aus welchen jede Hälfte des Keimstocks besteht, im Verhältnis zu ihrer Länge sehr dick, so dass in Folge dessen der Keimstock von *Triaenophorus* einen sehr viel kompakteren Eindruck macht, wie beispielsweise derjenige von *Bothriocephalus imbricatus* (Dies.).

Wenn ich von *Bothriocephalus imbricatus* (Dies.) und *microcephalus* Rud. absehe, da deren Erhaltungszustand feinere Details nicht mehr feststellen ließ, war bei allen von mir untersuchten Arten (bei *Bothriocephalus rugosus* [Gze.], *fragilis* Rud. und *plicatus* Rud. sowohl wie bei *Triaenophorus nodulosus* Pall.) ein deutlicher **Schluckapparat** vorhanden. Derselbe ist bei allen Arten im Wesentlichen gleich gebaut. Gegenüber PINTNER's Schilderung des Schluckapparates von *Calliobothrium corollatum* Dies. und *Anthobothrium musteli* van Bened.[1] ist als abweichend vor Allem hervorzuheben, dass das Epithel des Oviductes nicht in den Schluckapparat eintritt, sondern vor ihm Halt macht.

Der weitere Verlauf des Oviductes (oder Keimganges) sowie die Art seines Zusammenhanges mit den übrigen weiblichen Genitalorganen, d. h. also die **Topographie der weiblichen Genitalleitungswege** ist dagegen dann bei den verschiedenen Arten wieder äußerst verschieden.

Verhältnismäßig die größte Konstanz weist noch der Verlauf der Vagina auf, in so fern als dieselbe stets einen nach der Ventralfläche zu konkaven Bogen beschreibt. Bei *Bothriocephalus rugosus* (Gze.)

---

[1] TH. PINTNER, Neue Beiträge zur Kenntnis des Bandwurmkörpers. III. Einiges über die weiblichen Geschlechtsorgane der Tetrabothrien. In: Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. IX. 1891. p. 73—82. (17—26.) Taf. II (I), Fig. 6 und Taf. III (II), Fig. 10—18.

und *fragilis* Rud. liegt dieser Bogen am weitesten medianwärts (vgl. Taf. IV, Fig. 3 *v*) und weist in so fern die einfachsten Verhältnisse auf, als er fast genau in der Transversalebene liegt und die Vagina sonst keinerlei Windungen oder Schlängelungen macht. Auch bei *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) bildet der ventralwärts konkave Bogen das proximale Ende der Vagina (vgl. Taf. VII, Fig. 23 und 24 *v*); dass er gleichwohl dem die Genitalöffnung tragenden Gliedrande stärker genähert ist, wird durch die seitlich verschobene Lage des Ovariums bedingt (vgl. Taf. IV, Fig. 2). Die Vagina von *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) unterscheidet sich jedoch von derjenigen der beiden eben besprochenen Bothriocephalen auch noch dadurch, dass sie in ihrem letzten Endabschnitt meist etwas mehr nach hinten verläuft. In wesentlich höherem Maße ist dieser Verlauf nach dem Hinterende der Proglottis zu naturgemäß bei *Bothriocephalus microcephalus* Rud. und *imbricatus* (Dies.) ausgeprägt, da bei diesen die Proglottiden eine größere Länge besitzen und in Folge dessen die Vagina schon sehr früh sich nach hinten zu wenden beginnt.

Nahe ihrem inneren Ende kann die Vagina in Folge stärkerer Füllung mit Sperma lokal etwas erweitert sein [wie dies z. B. auch Fuhrmann (1896) bei *Bothriocephalus rectangulum* (Bloch.) gefunden hat], ohne dass man indessen von einem deutlich abgegrenzten Receptaculum seminis sprechen könnte. Ein solches scheint vielmehr allen Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen zu fehlen.

Die stärkste und auffälligste Abweichung weist der Verlauf der Vagina bei *Bothriocephalus plicatus* (Rud.) auf. Auch hier findet sich ein ventralwärts offener Bogen, aber derselbe ist in seinem distalen Theil durch eine nicht ganz unbeträchtliche Schlängelung der Vagina ausgezeichnet, und vor Allem hat er eine durchaus abweichende Lage. Während bei allen anderen Arten die Vagina sich nach der Bildung jenes Bogens direkt mit dem Oviduct vereinigt (vgl. Taf. VII, Fig. 23 bis 26), läuft sie bei dem Parasiten des Schwertfisches in transversaler Richtung vor dem ganzen Ovarium entlang und bildet dann eine große und eigenartige Schleife (vgl. Taf. IV, Fig. 1 und Taf. VII, Fig. 27), indem sie sich nach Überkreuzung der Medianlinie Anfangs dorsalwärts wendet, dann eine Strecke weit wieder nach dem die Genitalöffnung tragenden Gliedrande zu zurückverläuft, um sich nach abermaliger Überkreuzung der Medianlinie wieder ventral zu wenden. Während dieses rückläufigen Bogens hat sie sich gleichzeitig allmählich etwas nach hinten gewandt (vgl. Taf. VI, Fig. 17 und 20 *v*), ist so hinter denjenigen Flügel des Ovariums gelangt, welcher sich nach dem

die Genitalöffnung tragenden Gliedrande zu erstreckt, und vereinigt sich dann hier mit dem kurzen Oviduct.

Der Oviduct selbst verläuft bei *Bothriocephalus plicatus* Rud. im Wesentlichen in transversaler Richtung (betreffs der Details muss auf Taf. VII, Fig. 27 verwiesen werden, aus welcher dieselben klarer hervorgehen als aus einer langathmigen Beschreibung). Eben so ist die Richtung des aus der Vereinigung von Vagina (*v*) und Oviduct (*od*) hervorgehenden leicht **S**-förmig gebogenen Befruchtungsganges (*bg*), sowie diejenige des unpaaren Dotterganges (*dg*) eine im Wesentlichen transversale. Befruchtungsgang und Dottergang führen unmittelbar nach ihrer Vereinigung in einen zwischen ihnen beiden gelegenen spindelförmig erweiterten Hohlraum, in welchen hinein die Schalendrüsenzellen (*sch*) münden, d. h. in ein Ootyp, wie es die meisten Trematoden besitzen, wie es jedoch nach der gewöhnlichen Anschauung den Cestoden im Allgemeinen abgehen soll. Der Anfang des Uterus (*utg*) hat gleichfalls transversale Richtung, derselbe biegt jedoch bald dorsalwärts um.

Besonders bemerkenswerth ist bei diesen topographischen Verhältnissen von *Bothriocephalus plicatus* Rud., dass der Schalendrüsenkomplex ventral liegt, was in ähnlicher Weise nach meinen bisherigen Erfahrungen bei keiner einzigen anderen Bothriocephaliden-Art sich wiederfindet.

Außerordentlich charakteristisch ist auch der Verlauf des Oviductes bei *Bothriocephalus rugosus* (Gze.). In der Mitte des Ovariums, an dessen dorsaler Einbuchtung entspringend, verläuft er Anfangs in fast genau dorsaler Richtung (Taf. VII, Fig. 26), wendet sich dann plötzlich in ziemlich scharfem Knick nach der der Genitalöffnung entgegengesetzten Seite, um bald in einem etwas leichteren Bogen wieder dorsale Richtung einzuschlagen und unmittelbar darauf sich mit der Vagina (*v*) zum Befruchtungsgange (*bg*) zu vereinigen. Ich habe eine größere Anzahl von Proglottiden untersucht und stets diesen, einem **Z** vergleichbaren Verlauf des Oviductes in genau derselben Weise gefunden. Nicht ganz so konstant ist der Verlauf des Befruchtungsganges (*bg*), welcher indessen stets eine in der Hauptsache sagittale Richtung verfolgt und hierbei in seinem Anfangstheil in der Regel einen kleinen nach der die Genitalöffnung tragenden Seite zu konvexen Bogen beschreibt. Von dieser selben Seite her mündet auch der unpaare Dottergang (*dg*) in den Befruchtungsgang hinein und bald darauf erweitert sich der letztere zu einem spindelförmigen Ootyp, in welches hinein die Schalendrüsenzellen ihr Sekret ergießen (*sch*).

Sehr ähnlich ist auch die Topographie der weiblichen Genitalleitungswege bei *Bothriocephalus fragilis* Rud. Der Oviduct ist im Verhältnis etwas länger (Taf. VII, Fig. 25) und zwar ist ausschließlich der mittlere Abschnitt verlängert, welcher in transversaler Richtung nach der der Genitalöffnung entgegengesetzten Seite verläuft. Der Befruchtungsgang (*bg*) ist im Gegentheil verhältnismäßig kürzer, doch verläuft er nicht immer so direkt in sagittaler Richtung, wie dies die Abbildung zeigt, bildet vielmehr mitunter, ähnlich wie bei *Bothriocephalus rugosus* (Gze.), einen Bogen, welcher zwischen Vagina (*v*) und Dottergang (*dg*) gelegen seine Konvexität der die Genitalöffnung tragenden Seite zukehrt. Eine spindelförmige Erweiterung des Ootyps findet sich auch bei *Bothriocephalus fragilis* Rud., doch ist sie weniger deutlich wie bei *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) und *plicatus* Rud. Der unpaare Dottergang (*dg*) ist in seinem Endabschnitt stets prall mit Dotterzellen erfüllt und in Folge dessen unregelmäßig erweitert, so dass man von einem (allerdings nicht scharf abzugrenzenden) Dotterreservoir sprechen kann, während ein solches bei *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) kaum kenntlich ist (Taf. VII, Fig. 26) und von Matz (1892) daher vollständig geleugnet wird. Doch hat es Lönnberg (1891) auch schon bei dieser letzteren Art gesehen. Bei *Bothriocephalus plicatus* Rud. stellt übrigens, um dies noch nachzutragen, das Dotterreservoir eine eben solche unregelmäßige und daher nicht scharf zu begrenzende Erweiterung des unpaaren Dotterganges dar, wie bei *Bothriocephalus fragilis* Rud.

Die Topographie der weiblichen Genitalleitungswege von *Bothriocephalus infundibuliformis* Rud. scheint nach den Angaben von Matz (1892) vollkommen derjenigen von *Bothriocephalus fragilis* Rud. zu entsprechen. Bei *Bothriocephalus rectangulum* Rud. entspringt dagegen der Eileiter nach Fuhrmann (1896) »an der Ventralseite des Keimstockes« und »verläuft auf der Mittellinie etwas nach vorn, um sich mit der Vagina und den Dottergängen zu vereinigen. Eine deutliche Schalendrüse ist nicht vorhanden«. Auch bei *Bothriotaenia chilensis* Riggenb., deren weibliche Genitalleitungswege noch ungenügender bekannt sind, hat Riggenbach (1896) eine Schalendrüse nicht wahrnehmen können. Mir erscheint es jedoch wenig wahrscheinlich, dass diese beiden Arten sich von allen anderen Bothriocephaliden durch den Mangel einer Schalendrüse auszeichnen sollen; ich halte es vielmehr für sicher, dass in beiden Fällen nur der Erhaltungszustand des untersuchten Materials Schuld daran ist, dass die Schalendrüsenzellen so wenig deutlich hervortraten. Habe ich an

den in meinen Händen gewesenen MATZ'schen Originalpräparaten von *Bothriocephalus microcephalus* Rud. doch selbst konstatiren können, dass Schalendrüsenzellen überhaupt nicht mehr sichtbar waren und ihre dereinstige Lage nur noch an der Anordnung des Parenchyms kenntlich war.

Bei dem von mir untersuchten *Bothriocephalus imbricatus* (Dies.) waren die zelligen Elemente besser erhalten, aber gleichwohl reichte der Erhaltungszustand nicht aus, um auf einer Serie die sämmtlichen weiblichen Genitalleitungswege zu verfolgen. Die Angaben, welche ich oben über dieselben gemacht habe, sind vielmehr das Resultat der Untersuchung mehrerer, verschieden behandelter Schnittserien. Ich habe desshalb auch darauf verzichtet, eine Kombinationszeichnung der Genitalleitungswege zu geben, zumal ich die Einmündung des Dotterganges in den Befruchtungsgang auf keinem meiner Präparate mit Sicherheit habe erkennen können. Wahrscheinlich erfolgt dieselbe jedoch in der gleichen Weise wie bei *Bothriocephalus microcephalus* Rud., indem aus dem als lokale Erweiterung des unpaaren Dotterganges aufzufassenden kugeligen Dotterreservoir ein kurzer Gang in den an dessen Dorsalseite aufsteigenden Endabschnitt des Befruchtungsganges führt. Wegen aller weiteren Details kann ich, um eine Wiederholung zu vermeiden, auf meine oben gegebene Schilderung verweisen, die im Wesentlichen auch für *Bothriocephalus microcephalus* Rud. zutrifft.

Auf eine gewisse Variabilität in der Topographie der weiblichen Genitalleitungswege habe ich schon bei Besprechung von *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) und *fragilis* Rud. aufmerksam gemacht. Sehr viel auffallender ist diese Variabilität bei *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) (vgl. Taf. VII, Fig. 23 und 24).

Wenn STEUDENER (1877) sowohl wie ZOGRAFF (1877) angeben, dass *Triaenophorus* paarige Oviducte besäße, so ist diese Angabe natürlich irrthümlich. Es ist selbstverständlich, wie auch bei allen anderen Cestoden, nur ein einziger, unpaarer Oviduct vorhanden. Derselbe entspringt an der Hinterfläche der die beiden Hälften des Keimstockes mit einander verbindenden Querbrücke, meist in der Nähe der ventralen Muskelplatte, nicht selten jedoch auch etwas mehr dorsal. Sein Verlauf variirt in sehr erheblichem Grade. Derselbe kann z. B. rein transversal sein, wie in Fig. 24, oder auch fast rein sagittal, wie in Fig. 23.

Eben so erheblich ist die Variabilität im Verlaufe des Befruchtungsganges, dessen Vereinigung mit dem Dottergange jedoch wohl

stets etwas mehr dorsal liegt, wie die Stelle seines Ursprunges aus der Vereinigung von Oviduct und Vagina.

Konstant scheint dagegen die Lage der beiden paarigen Dottergänge zu sein (Fig. 23 und 24 *dg,*), welche mit einander einen spitzen Winkel bilden und sich zu dem unpaaren Dottergang (*dg*) vereinigen. Letzterer ist bald sehr kurz, bald etwas länger; bald verläuft er fast rein sagittal wie in Fig. 23, bald in einem in der Transversalebene gelegenen ventralwärts offenen Bogen wie in Fig. 24. In der Regel scheint er in den Befruchtungsgang von der der Genitalöffnung gegenüberliegenden Seite aus einzumünden. Unmittelbar darauf tritt der Befruchtungsgang in den Komplex der Schalendrüse ein. Dieser ist meist der Dorsalfläche genähert, kann sich jedoch auch etwas nach der Ventralfläche zu verschieben, so dass er in einzelnen Proglottiden, in welchen auch der Ursprung des Oviductes in umgekehrter Richtung etwas verlagert erscheint, fast direkt hinter diesem liegt.

Der **Uterus** der Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen ist nach Riggenbach (1896) »ganz wie bei den eigentlichen Bothriocephaliden ein geschlungenes Rohr. Er bildet jedoch nie die unter dem Namen Wappenlilie bekannte Rosettenform, sondern hat eher Ähnlichkeit mit dem sackartig ausgebuchteten Fruchthälter einer Ichthyotänie. Bevor er sich nach außen öffnet, erweitert er sich stark zu einer sogenannten Uterushöhle«. Auch in seine Diagnose der Gattung *Bothriotaenia* Raill. hat Riggenbach den Satz aufgenommen: »Uterus mit Uterushöhle, keine Rosettenform bildend.«

Dass der Uterus bei keiner einzigen der in Betracht kommenden Arten die sogenannte Rosettenform bildet, ist richtig, im Übrigen kann ich mich jedoch mit den Angaben Riggenbach's nicht einverstanden erklären. Es ist mir schon unverständlich, wie ein »geschlungenes Rohr« Ähnlichkeit haben kann mit dem Uterus der Fischtänien, welcher ganz wie derjenige der Cystotänien aus einem medianen Längsstamm mit blind endigenden Seitenästen besteht. Und wenn Riggenbach annimmt, dass alle Bothriotänien eine »Uterushöhle« besitzen, so ist dies direkt unrichtig: *Bothriocephalus plicatus* Rud. besitzt ganz sicher keine »Uterushöhle«, die derjenigen von *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) homologisirt werden könnte, auch habe ich in den Arbeiten von Lönnberg (1891) und Ariola (1896), welche Riggenbach offenbar zur Zusammenstellung einer anatomischen Diagnose von »*Bothriotaenia plicata* (Rud.)« benutzt hat, vergebens nach einer Angabe gesucht, aus welcher das Vorhandensein einer solchen »Uterushöhle« herausgelesen werden könnte.

Unter den genauer untersuchten Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen besitzen die am besten entwickelte »Uterushöhle« *Bothriocephalus rugosus* (Gze.), *infundibuliformis* Rud. und *fragilis* Rud. Bei allen drei Arten zerfällt der Uterus deutlich in drei Abschnitte: einen engen, gewundenen Kanal, welcher an der Schalendrüse beginnt und in den zweiten Abschnitt einmündet (Taf. IV, Fig. 3 *utg*), einen stark erweiterten Raum, die sogenannte »Uterushöhle« (ibid. *uth*) und endlich einen kurzen Kanal, welcher diese »Uterushöhle« mit der Außenwelt in Verbindung setzt (ibid. *utm*). Wie schon Braun in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs ausgeführt hat, entspricht der erste kanalförmige Abschnitt dem bei den Ichthyotänien und anderen sogenannten »Tetrabothriden«, sowie bei den Tänien als »eigentlicher Oviduct« oder »aufsteigender Oviduct« bezeichneten Kanal (ich will ihn im Folgenden mit Braun als Uteringang bezeichnen); die »Uterushöhle« dagegen entspricht dem Uterus der Tänien und »Tetrabothriden«, welche den dritten bei den oben genannten Bothriocephalen sich findenden Mündungsabschnitt des Uterus eingebüßt haben. Dieser Vergleich wird dadurch sichergestellt, dass bei den in Rede stehenden Bothriocephalen der kanalförmige Anfangstheil (Uteringang) nicht nur seinen Maßverhältnissen nach sehr zurücktritt gegenüber der »Uterushöhle«, sondern auch stets nur verhältnismäßig wenige, junge Eier enthält: er hat im Vergleich zur »Uterushöhle« nur die Funktion eines zuführenden Kanals. In der »Uterushöhle« dagegen bleiben die Eier ganz wie im Uterus der Täniiden und Ichthyotäniiden lange Zeit liegen und machen sie während dieser Zeit ihre Embryonalentwicklung durch, wie dies namentlich für *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) von Schauinsland (1886) festgestellt worden ist. Der Vergleich lässt sich also bis in alle Details durchführen, der einzige wesentliche Unterschied ist das Vorhandensein eines dritten Uterusabschnittes bei den genannten Bothriocephalen, welcher die äußere Uterusmündung bildet, das Fehlen eines solchen bei den Tänien und Ichthyotäniiden.

Die Form der »Uterushöhle« oder des Uterus s. str. ist bei allen drei Bothriocephalen im Wesentlichen dieselbe: stets ist es ein großer, vor dem Ovarium gelegener einheitlicher Hohlraum, dessen Hauptachse entsprechend der Kürze der Proglottiden in der Transversalrichtung liegt. Bei *Bothriocephalus infundibuliformis* Rud. sind die beiden Enden zugespitzt, bei *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) und *fragilis* Rud. (Taf. IV, Fig. 3) dagegen abgerundet. Wenn Riggenbach (1896) auch bei *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) angiebt: »Uterushöhle

beiderseits spitz endend«, so ist dies vielleicht nur ein Versehen, da es mit der Schilderung und Abbildung von MATZ (1892), auf welchem RIGGENBACH im Allgemeinen fußt, in Widerspruch steht.

Kann man somit den Uterus (im weiteren Sinne) der genannten drei Bothriocephaliden nicht ohne Weiteres als »ein geschlungenes Rohr« bezeichnen, so gilt dies für den Uterus s. str. (d. h. die »Uterushöhle«) noch weniger. Und wenn auch der letztere dem Uterus der Tänien und Ichthyotäniiden homolog ist, so hat er doch in der Form auch nicht die geringste »Ähnlichkeit mit dem sackartig ausgebuchteten Fruchtbehälter einer Ichthyotänie.«

Bei *Bothriotaenia chilensis* Riggenb. könnte allerdings, nach RIGGENBACH's Fig. 6 zu urtheilen, eine Ähnlichkeit des Uterus mit demjenigen der Ichthyotänien vorhanden sein. Aber RIGGENBACH selbst belehrt uns im Text eines Besseren, denn der Uterus ist »un conduit plusieurs fois recourbé« und in seiner deutschen Arbeit spricht derselbe Verfasser von einem »mehrfach geschlungenen geräumigen Uterus«. Wo bleibt da die Ähnlichkeit mit den Ichthyotänien, deren Uterus kein geschlängelter Kanal ist, sondern aus einem medianen Stamm mit transversal verlaufenden und blind endigenden Seitenästen besteht? Auch ist es ein Widerspruch in sich selbst, wenn RIGGENBACH den Uterus der »Bothriotänien« mit demjenigen der Ichthyotänien vergleicht und unmittelbar darauf sagt, dass der Endabschnitt dieses Uterus sich stark erweitere zu einer »Uterushöhle«. Ist doch nach meinen obigen Ausführungen der Uterus der Ichthyotänien als ganzer der »Uterushöhle« von *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) und dessen nächsten Verwandten homolog. Daher kann aber auch die etwas größere Ausbuchtung am Vorderende des Uterus von *Bothriotaenia chilensis* (Fig. 6 *uh*), welche RIGGENBACH als »cavité utérine« bezeichnet, der Uterushöhle von *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) kaum homolog sein. Eine sichere Deutung des Uterus von *Bothriotaenia chilensis* ist jedoch zur Zeit noch nicht möglich, da die Lage der Schalendrüse noch unbekannt ist und es daher zweifelhaft erscheint, ob der »Oviduct« RIGGENBACH's den Befruchtungsgang (von der Vereinigungsstelle von Vagina und Keimgang bis zur Schalendrüse bez. bis zur Einmündungsstelle des unpaaren Dotterganges) und den Uteringang (von dort bis zur Einmündung in den Uterus) umfasst — oder ob er vielmehr nur dem Befruchtungsgange allein entspricht. Nur im ersteren Falle (welcher mit Rücksicht auf das weiter unten zu besprechende analoge Verhalten bei *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) vielleicht wahrscheinlicher ist) würde der

ganze »Uterus« von *Bothriotaenia chilensis* Riggb. dem Uterus der Ichthyotänien homolog sein, aber auch eben so gut der »Uterushöhle« von *Bothriocephalus rugosus* (Gze.). Entspricht dagegen der »Oviduct« dem Befruchtungsgange allein, so würde der »Uterus« vielmehr allem Anschein nach demjenigen von *Bothriocephalus latus* und Verwandten homolog sein: er würde wie dieser dem Uteringang plus Uterus der Ichthyotäniiden und Tänien entsprechen. Diese Frage kann nur durch künftige Untersuchungen entschieden werden, sie mag aber zugleich als ein warnendes Beispiel dafür dienen, wie dringend wünschenswerth eine einheitliche Benennung der verschiedenen Bestandtheile des weiblichen Leitungsapparates ist. Es ist ein auf die Dauer unhaltbarer Zustand, dass von verschiedenen Verfassern dasselbe Wort »Oviduct« in ganz verschiedenem Sinne gebraucht wird.

Wesentlich anders wie bei *Bothriocephalus rugosus* (Gze.), *infundibuliformis* Rud. und *fragilis* Rud. verhält sich der Uterus bei *Bothriocephalus plicatus* Rud. Auch hier beginnt er als ein feiner Kanal (Taf. VII, Fig. 27 *utg*), welcher dem Uteringang anderer Cestoden entspricht und demnach auch so bezeichnet werden könnte. Aber dieser »Uteringang« ist gegen den »Uterus s. str.« eben so wenig scharf zu begrenzen wie bei *Bothriocephalus latus*, denn er führt nicht in eine geräumige einheitliche Uterushöhle, sondern er erweitert sich nach kurzem Verlaufe allmählich zu einem bis zu 0,2 mm und darüber im Durchmesser haltenden Kanale, welcher in zahlreichen Windungen die ganze Markschicht erfüllt (Taf. IV, Fig. 1 *ut*). Diese Windungen sind auf meinen Präparaten nicht selten so angeordnet, dass eine deutliche Streckung in sagittaler Richtung hervortritt, indem vielfach einzelne Abschnitte des Kanals in dieser Richtung fast ganz gerade verlaufen, um an der Dorsal- bez. Ventralfläche in scharfem Bogen **U**-förmig umzubiegen. Darüber hinaus habe ich jedoch eine Regelmäßigkeit in der Anordnung der Schlingen nicht wahrnehmen können.

Eine besondere Differenzirung zeigt bei *Bothriocephalus plicatus* Rud. der Endabschnitt des Uterus. Kurz vor seiner Mündung nämlich verengert sich der Uterus plötzlich, um seine Fortsetzung in einem dünnen, fast gerade verlaufenden Kanal von durchschnittlich 0,008 mm Durchmesser und 0,2 mm Länge zu finden. Dieser Kanal führt dann seinerseits wieder in einen etwas erweiterten Hohlraum, welcher direkt nach außen mündet und welchen ich im Folgenden der Kürze wegen als Uterinatrium bezeichnen will (vgl. Taf. IV, Fig. 1 bei *utm* und Taf. VI, Fig. 22). Dieser Endabschnitt des Uterus

ist im Gegensatz zu den übrigen Theilen desselben sehr muskulös. Schon der eben erwähnte feine Kanal, welcher in das Atrium führt, ist rings umgeben von feinen, seiner Wandung unmittelbar anliegenden Längsmuskeln (Taf. VI, Fig. 22 m_1). Sehr viel stärker entwickelt ist diese Muskulatur jedoch in der Umgebung des Atriums, woselbst man auf Schnitten, die ungefähr die Längsachse dieses Atriums getroffen haben, die einzelnen Muskelfasern sich anscheinend regellos durchflechten sieht (Taf. IV, Fig. 1 bei *utm* und utm_1, Taf. VI, Fig. 18 bei *utm*, Fig. 22 m_2), ohne dass die ganze Muskelmasse gegen das umgebende Parenchym scharf abgegrenzt wäre. Auf Tangentialschnitten durch die Wandung des Atriums bez. durch diese Muskulatur tritt dieses regellose Sich-Durchflechten der Muskelfasern noch deutlicher hervor obwohl man auf solchen Schnitten vielfach ein Vorwiegen von Meridionalmuskeln erkennen kann. Bemerkenswerth ist die große Feinheit der einzelnen Muskelfasern, welche namentlich gegen den großen Querschnitt der Längsmuskeln des Thieres sehr absticht (vgl. Taf. VI, Fig. 22 m_1 und m_2 mit *ml*). Die Form des von mir als Atrium bezeichneten Hohlraums ist ungefähr birnförmig, indem derselbe sich gegen seine äußere Mündung allmählich verjüngt; doch ist seine Begrenzung in so fern eine unregelmäßige, als zahlreiche feine Falten, vornehmlich in der Längsrichtung, in das Lumen hinein vorspringen. Der Querdurchmesser des Organs bleibt mit durchschnittlich 0,1 mm erheblich hinter dem Durchmesser der eiergefüllten Uterusschlingen zurück, seine Länge (bez. Tiefe) beträgt durchschnittlich 0,25 mm.

Wie haben wir nun diesen Uterus von *Bothriocephalus plicatus* Rud. vergleichend-anatomisch aufzufassen?

Im Anschluss an die von Braun in Bronn's Klassen und Ordnungen gegebene Darstellung unterscheide ich, wie schon oben angedeutet, am Uterus der Cestoden drei Abschnitte:

1) einen engen, an der Schalendrüse beginnenden Kanal, den Uteringang,
2) einen erweiterten, die Eier bergenden Abschnitt, den Uterus s. str., welcher bei manchen Bothriocephalen, z. B. *Bothriocephalus latus* (L.), von dem Uteringang nicht scharf abzugrenzen ist, bei anderen dagegen, z. B. bei *Bothriocephalus rugosus* (Gze.), seit Langem unter dem Namen »Uterushöhle« bekannt ist, endlich
3) einen Mündungsabschnitt, welcher sich nur bei den Bothriocephaliden findet und eines besonderen Namens bisher entbehrt.

Bei einem Vergleich des Uterus von *Bothriocephalus plicatus* Rud.

mit demjenigen von *Bothriocephalus latus* (L.) einerseits, von *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) andererseits, ergeben sich dann meines Erachtens folgende Schlüsse:

Eine »Uterushöhle«, wie Riggenbach (1896) sie allen »Bothriotänien« zuschreibt, fehlt bei *Bothriocephalus plicatus* Rud. eben so gut wie bei *Bothriocephalus latus* (L.), der ihr entsprechende Theil des Uterus ist vielmehr wie bei letzterer Art ein langer, vielfach geschlängelter Kanal, welcher sich dem dem Uteringang entsprechenden Anfangstheil gegenüber zwar im Allgemeinen durch ein beträchtlich weiteres Lumen auszeichnet, aber nicht scharf gegen ihn abgegrenzt werden kann. In diesem Kanale machen die Eier von *Bothriocephalus plicatus* Rud. ihre Embryonalentwicklung durch, ganz wie diejenigen von *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) in der »Uterushöhle«. Und wie bei letzterer Art aus der »Uterushöhle« der dritte und letzte Abschnitt des Uterus als ein Kanal entspringt, »der wie ein Ausführungsgang erscheint« (Braun), so entspringt auch bei *Bothriocephalus plicatus* Rud. aus dem die Eier bergenden Hauptabschnitte des Uterus ein scharf abgesetzter, sehr viel engerer Kanal, dessen Ursprung also auch bei dieser Art den Beginn des Mündungsabschnittes bezeichnen muss. Ein wichtiger Unterschied besteht allerdings in so fern, als dieser Kanal bei *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) direkt nach außen mündet (eben so wie auch bei *Bothriocephalus fragilis* Rud., vgl. Taf. IV, Fig. 3), bei *Bothriocephalus plicatus* Rud. dagegen erst vermittels des erweiterten Hohlraums, welchen ich oben als Uterinatrium bezeichnete. Ich fasse jedoch diese atriumähnliche Erweiterung als eine sekundäre Erwerbung auf, eben so gut wie auch die starke sie umgebende Muskulatur zweifellos eine solche sekundäre Erwerbung darstellt. Da indessen Riggenbach, nach dem oben gegebenen Citat und nach seiner Schilderung des Uterus von *Bothriotaenia chilensis* Riggb. zu urtheilen, jede endständige Erweiterung des Uterus als »Uterushöhle« bezeichnen zu wollen scheint, so dürfte es nicht überflüssig sein noch einmal ausdrücklich zu betonen, dass ein Vergleich des Uterinatriums von *Bothriocephalus plicatus* Rud. mit der Uterushöhle von *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) und ähnlichen Arten mir aus morphologischen wie physiologischen Gründen vollständig ausgeschlossen zu sein scheint. So stark auch die atriumähnliche Erweiterung bei *Bothriocephalus plicatus* Rud. ist im Vergleich zu dem Durchmesser des in sie einmündenden engen Kanals, so sehr tritt sie in ihren gesammten Maßverhältnissen zurück gegenüber dem die Eier bergenden Hauptabschnitt des Uterus und in diesem

letzteren machen die Eier ihre Embryonalentwicklung durch, um später durch den muskulösen Endabschnitt des Uterus verhältnismäßig rasch hindurchzupassiren.

Der Uterus ist also bei *Bothriocephalus rugosus* (Gze.), *infundibuliformis* Rud. und *fragilis* Rud. einerseits, bei *Bothriocephalus plicatus* Rud. andererseits in sehr verschiedener Weise ausgebildet. Wie verhalten sich nun im Vergleich zu diesen beiden Typen (wenn ich diesen Ausdruck brauchen darf) die übrigen Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen?

Bothriotaenia chilensis Riggb. ist schon besprochen worden. *Bothriocephalus rectangulum* Rud. schließt sich anscheinend an den Typus von *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) an, da bei ihm nach Fuhrmann (1896) eine »Uterushöhle« in reifen Proglottiden »als wenig gebuchteter Sack das ganze Markparenchym erfüllt«; auffällig ist freilich die weitere Angabe, dass diese »Uterushöhle« in jüngeren Proglottiden eine »unregelmäßige Form« hätte. Für *Bothriocephalus palumbi* Montic. liegt eine Angabe überhaupt nicht vor. Bei *Bothriocephalus longispiculus* Stoss. fand Ariola (1896) die reifen Proglottiden »completamente ripiene di uova«, alle weiteren Angaben fehlen auch hier. Auch mit der Schilderung, welche Ariola (1899) für den Uterus von *Bothriocephalus dalmatinus* Stoss. giebt, lässt sich nichts anfangen. »Le uova sono contenute nel dotto uterino a parete sottili, le quali, nelle proglottidi completamente mature, scompariono, e le uova, libere, riempiono tutta la parte mediana della proglottide stessa.« Ein derartiges Entstehen eines einheitlichen Hohlraums aus einem geschlängelten Kanal durch Schwund der Kanalwandungen ist zwar nicht unmöglich, aber bei Bothriocephaliden bisher noch nicht beobachtet worden. Ich trage desshalb Bedenken die Angaben von Ariola für zuverlässig zu halten, so lange sie nicht in einwandsfreier Weise bewiesen sind und so lange der angebliche Einschmelzungsprocess nicht auch histologisch genau untersucht ist. Vorläufig möchte ich es beinahe für wahrscheinlicher halten, dass beim Schneiden reifer Proglottiden die Schalen der zahlreichen Eier gesprungen sind und deren Bruchstücke die dünnen Scheidewände zwischen den einzelnen Uterusschlingen zerrissen haben. Andererseits ist aber vielleicht auch die Annahme nicht ausgeschlossen, dass eine »Uterushöhle« in der That vorhanden ist, und dass Ariola nur deren Entwicklung nicht richtig erkannt hat.

Wenn ich mich nunmehr zu der Besprechung des Uterus derjenigen noch restirenden Arten wende, welche mir aus eigener An-

schauung bekannt sind, so kann ich bezüglich der Details des thatsächlichen Befundes bei *Bothriocephalus imbricatus* (Dies.) auf meine weiter oben gegebene Schilderung verweisen. *Bothriocephalus microcephalus* Rud. stimmt, wie dies schon aus den Angaben und Abbildungen von MATZ (1892) hervorgeht, auch in diesem Punkte vollkommen mit *Bothriocephalus imbricatus* (Dies.) überein. Wir haben also bei beiden Arten einen langen stark geschlängelten Kanal, welcher nicht direkt nach außen mündet, sondern in einen kleinen Hohlraum, einen (wie ich mich oben ausdrückte) »atriumähnlich erweiterten Endabschnitt des Uterus«. Von MATZ (1892) und RIGGENBACH (1896) wird dieser Hohlraum als »Uterushöhle« bezeichnet, darf derselbe aber der »Uterushöhle« von *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) und ähnlichen Arten als homolog angesehen werden? Dies erscheint mir doch recht zweifelhaft; ich bin vielmehr eher geneigt, ihn als Uterinatrium aufzufassen, analog demjenigen von *Bothriocephalus plicatus* Rud., und zwar nicht nur wegen seiner relativen Kleinheit (vgl. Taf. V, Fig. 4, 6, 12, 13) und einer gewissen Ähnlichkeit in der Form mit dem Uterinatrium der letzteren Art (vgl. Taf. IV, Fig. 1, Taf. VI, Fig. 18, 22), sondern vor Allem aus folgender Erwägung heraus.

Bei den Arten mit großer Uterushöhle, außer *Bothidrium pythonis* Blainv. und manchen Bothriocephaliden mit dorsalen Genitalöffnungen, vor Allem *Bothriocephalus rugosus* (Gze.), *infundibuliformis* Rud. und *fragilis* Rud., ist nach meinen obigen Ausführungen diese Uterushöhle stets der Hauptabschnitt des Uterus, in welchem zahlreiche Eier gleichzeitig heranreifen. Sie wird desshalb von BRAUN auch mit Recht als »die Eier bergender Raum« bezeichnet. Der kanalförmige Anfangstheil des Uterus (Uteringang) hat nur die Funktion eines zuführenden Kanals, tritt demnach räumlich stark gegenüber der mächtig entwickelten Uterushöhle zurück (vgl. Taf. IV, Fig. 3) und enthält stets nur verhältnismäßig wenige, jugendliche Eier. Anders bei *Bothriocephalus imbricatus* (Dies.). Daraus, dass ich bei dieser Art in dem erweiterten Endabschnitte des Uterus niemals auch nur ein einziges Ei liegen sah, dürfte ohne Überschätzung dieses negativen Befundes mit Sicherheit immerhin das Eine gefolgert werden können, dass die Eier in ihm normalerweise nicht lange Zeit liegen bleiben, wie in der typischen Uterushöhle anderer Bothriocephaliden. Außerordentlich zahlreich sind dagegen die Eier in dem kanalförmigen Theile des Uterus, und wenn auch der zellige Inhalt dieser Eier zu schlecht erhalten war, um eine genauere Analyse zuzulassen, so ließ sich doch auf Grund des Verhaltens der Eischale

mit Sicherheit feststellen, dass nur der Anfangstheil des Kanals jugendliche Eier enthielt, während die überwiegende Mehrzahl sämmtlicher Eier älter war. Der kanalförmige Theil des Uterus von *Bothriocephalus imbricatus* (Dies.) — und eben so auch von dem mit diesem vollständig übereinstimmenden *Bothriocephalus microcephalus* Rud. — erweist sich also nicht nur dem von ihm eingenommenen Raume nach als der Hauptabschnitt des Uterus im Vergleich zu der relativ kleinen endständigen Erweiterung, er entspricht auch hinsichtlich der in ihm enthaltenen Eier nicht dem Uteringang von *Bothriocephalus rugosus* (Gze.), sondern dem Uterus von *Bothriocephalus latus* (L.). Ich sehe mich desshalb zu der Annahme genöthigt, dass er dem Uteringang plus dem Uterus s. str. (oder der Uterushöhle) anderer Cestoden homolog ist, und dass die Erweiterung des Uterus vor seiner Mündung nur dem dritten der oben unterschiedenen Uterusabschnitte entspricht, bez. dem Uterinatrium von *Bothriocephalus plicatus* Rud. Es ist jedoch zur sicheren Entscheidung dieser Frage vorerst noch die Untersuchung frischen und gut konservirten Materials zur Feststellung des histologischen Baues und der ontogenetischen Entwicklung des Uterus von *Bothriocephalus imbricatus* (Dies.) wünschenswerth.

Die letzte noch zu besprechende Art, *Triaenophorus nodulosus* (Pall.), bietet wiederum andere Verhältnisse dar. Wir finden hier wieder einen verhältnismäßig engen Kanal (Taf. IV, Fig. 2 ut_1), welcher an der Schalendrüse beginnend in wenigen Windungen und im Wesentlichen in transversaler Richtung nach der der Genitalöffnung abgewandten Seite zu verläuft, um verhältnismäßig bald in einen größeren Hohlraum (Taf. IV, Fig. 2 ut_2) einzumünden. Der Kanal ist von Steudener (1877) sowohl wie von Zograff (1877) als »Eileiter« bezeichnet worden, der Hohlraum dagegen als »Uterus«. Bei der relativen Kürze des kanalförmigen Theiles des Uterus kann hier in der That der endständige erweiterte Hohlraum räumlich als der Hauptabschnitt des Uterus angesehen werden, ähnlich der Uterushöhle von *Bothriocephalus rugosus* (Gze.), *fragilis* Rud. und *infundibuliformis* Rud. Bei dieser Auffassung würde dann der Kanal als Uteringang, der einheitliche Hohlraum als Uterushöhle oder Uterus s. str. bezeichnet werden müssen. Es kann jedoch nicht verschwiegen werden, dass diese »Uterushöhle« von *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) gegenüber dem Uterus s. str. der drei eben genannten Bothriocephalen auch nicht ganz unwesentliche Differenzen aufweist. Ganz abgesehen davon, dass der Uterus s. str. dieser Bothriocephalen im Ver-

hältnis zur Größe der Proglottiden sehr viel mächtiger entwickelt ist, als die »Uterushöhle« von *Triaenophorus*, abgesehen ferner davon, dass die Eier jener Bothriocephalen im Uterus ihre Embryonalentwicklung durchmachen, was bei *Triaenophorus* bekanntlich nicht der Fall ist, bestehen auch Unterschiede im Bau der Wandung der betreffenden Uterusabschnitte. Die Wandung des Uterus s. str. von *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) und Verwandten ist sehr dünn, ihre Zellen sind wenig zahlreich und stark abgeflacht. Die »Uterushöhle« von *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) dagegen ist außerordentlich dickwandig in Folge der großen Zahl dicht gedrängter, mit ihrer Achse senkrecht zur Oberfläche gestellter spindelförmiger Zellen. Es erscheint mir sehr wohl möglich, dass die Wandung der endständigen atriumähnlichen Erweiterung am Uterus von *Bothriocephalus imbricatus* (Dies.) in ihrem histologischen Bau im Wesentlichen mit der Wandung der »Uterushöhle« von *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) übereinstimmt. Mit Sicherheit kann ich dies jedoch bei dem Erhaltungszustand des mir von dem Schildkrötenparasiten zur Verfügung stehenden Materials nicht behaupten. Es sind hierzu neue Untersuchungen an gut konvervirtem Materiale nothwendig, welche dann auch die Frage zu beantworten haben werden, ob eventuell eine Modifikation des Begriffs der »Uterushöhle« erforderlich ist.

Die **Eier** der Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen sind sehr verschieden gebaut. Bei *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) gleichen sie den Eiern von *Bothriocephalus latus.* Sie besitzen einen Deckel, und ihre Entwicklung erfolgt erst nach ihrer Ablage im Wasser. Eben so sind die Eier von *Bothriocephalus imbricatus* (Dies.) gedeckelt, wenn ich auch über ihren zelligen Inhalt sichere Angaben nicht zu machen vermag. Für *Bothriocephalus microcephalus* Rud. kann ich nicht einmal das Vorhandensein eines Deckels mit Sicherheit behaupten, da bisher Angaben darüber nicht existiren und in den in meinen Händen gewesenen Matz'schen Originalpräparaten der Art die Eier sehr stark geschrumpft waren. Bei der großen Übereinstimmung, welche sich in jeder anderen Hinsicht zwischen den beiden zuletzt genannten Arten findet, nehme ich jedoch an, dass auch die Eier von *Bothriocephalus microcephalus* Rud. gedeckelt sind. Bei anderen Arten (*Bothriocephalus rugosus* [Gze.], *infundibuliformis* Rud. und *fragilis* Rud.) sind sie dagegen ungedeckelt und machen ihre Embryonalentwicklung bis zur Ausbildung der sechshakigen Oncosphäre im Uterus des Mutterindividuums durch. Ungedeckelte Eier besitzt ferner nach Ariola (1899) *Bothriocephalus rectangulum* (Bloch),

während derselbe Autor die Eier von *Bothriocephalus dalmatinus* Stoss. als gedeckelt bezeichnet; Angaben über die Embryonalentwicklung werden für keine von beiden Arten gemacht. Aus der Struktur der Eischale allein lassen sich aber keine Rückschlüsse auf die Embryonalentwicklung machen. Wohl glaubte SCHAUINSLAND (1886), welcher in seiner Arbeit über die Embryonalentwicklung der Bothriocephalen von den uns interessirenden Arten *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) und *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) untersucht hat, dass sich die Bothriocephaliden in Bezug auf ihre Eier und Larven in zwei Gruppen theilen ließen: »Bei den einen beginnt die Entwicklung erst nach dem Ablegen der Eier in Wasser, bei den anderen gelangen die Embryonen bereits im Bandwurmkörper zur Reife; jene besitzen dickschalige, durch einen Deckel sich öffnende Eier mit sehr vielen, die Eizelle fast völlig verdeckenden Dotterzellen, diese dagegen dünnschalige, ungedeckelte, relativ wenig Nahrungsmaterial einschließende Eier, die im Laufe der Entwicklung bedeutend an Größe zunehmen. Die Larven der ersten Gruppe sind mit dichten Wimpern bekleidet, die der zweiten nackt.«

Der hier von SCHAUINSLAND angenommene Zusammenhang zwischen dem Fehlen oder Vorhandensein eines Deckels bez. der Dicke der Eischale und der Entwicklung innerhalb oder außerhalb des mütterlichen Bandwurmkörpers war in der That nach den früheren Beobachtungen wahrscheinlich. Gleichwohl besteht er nicht. *Bothriocephalus plicatus* Rud. besitzt nicht nur einen Deckel, sondern auch eine auffällig dicke Eischale. Die Zahl der in dem jungen Uterinei enthaltenen Dotterzellen ist sehr beträchtlich (vgl. Taf. VI, Fig. 15), ganz wie bei den gedeckelten Eiern anderer Bothriocephaliden. In der Regel verdecken diese Dotterzellen die Eizelle sogar fast vollkommen, nur ausnahmsweise liegt die Eizelle so frei an einem Pole, wie in dem von mir gezeichneten Ei. Trotzdem werden die Eier aber nicht auf diesem Stadium abgelegt. Vielmehr wird fast die ganze Embryonalentwicklung in dem mütterlichen Uterus durchlaufen, ganz wie bei den ungedeckelten Eiern von *Bothriocephalus rugosus* (Gze.). Hinsichtlich der Entwicklungsvorgänge selbst besteht dann freilich anscheinend eine größere Ähnlichkeit mit anderen Arten mit gedeckelten Eiern, als mit *Bothriocephalus rugosus* (Gze.). Da das mir zur Verfügung stehende Material nicht für embryologische Untersuchungen bestimmt war, ich vielmehr meine Beobachtungen nur angestellt habe an Schnittserien, welche ich angefertigt hatte, um die topographischen Verhältnisse reifer Proglottiden zu studiren, so kann ich allerdings

eine erschöpfende Darstellung der Embryonalentwicklung von *Bothriocephalus plicatus* Rud. nicht geben. Was ich jedoch habe feststellen können, ist Folgendes:

Im Gegensatz zu *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) (und anscheinend auch zu *B. infundibuliformis* Rud. und *fragilis* Rud.) kann man die ganze Embryonalentwicklung von dem jungen Ei, dessen Schale eben erst gebildet worden ist, bis zum reifen, den sechshakigen Embryo enthaltenden Uterinei, in ein und derselben Proglottis verfolgen. Der Anfangstheil des Uterus, d. h. die in der Nähe der Medianlinie und in der hinteren Hälfte der Proglottis gelegenen Uterusschlingen enthalten ausschließlich Eier mit noch ungefurchter Eizelle und zahlreichen Dotterzellen. Letztere liegen verhältnismäßig sehr lose im Inneren der Eischale, sind kugelrund und nicht etwa gegen einander abgeplattet, und besitzen einen mit Kernfarbstoffen sich intensiv färbenden Kern, während der große Kern der Eizelle sehr viel blasser erscheint (Taf. VI, Fig. 15). Die Dotterzellen erhalten sich im Gegensatz zu *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) ziemlich lange. Allmählich wird jedoch die Tingirbarkeit ihres Kernes geringer und die Zellen selbst legen sich dichter an einander und zerfallen schließlich zu einer körnigen Masse mit eingestreuten größeren Tropfen einer stark lichtbrechenden Substanz, welche in Alkohol unlöslich ist. Während dieser Veränderungen der Dotterzellen ist auch schon die Furchung der Embryonalzelle abgelaufen. Diese letztere liegt jedoch, wie schon bemerkt, nur ganz ausnahmsweise an einem Pole, und dann verhältnismäßig frei. Meist liegt sie vielmehr mehr in der Mitte und wird dann von den Dotterzellen fast vollkommen verdeckt. In Folge dessen war es mir nicht möglich die ersten Entwicklungsvorgänge an der Eizelle zu verfolgen. Wenn die sie verdeckenden Dotterzellen zu der erwähnten körnigen Masse zerfallen sind und dadurch das Gesichtsfeld wieder freier wird, besteht der Embryo schon aus ziemlich zahlreichen Zellen. Die Mehrzahl dieser Zellen ist sehr klein, doch machen sich schon auf diesem Stadium einzelne Zellen durch eine etwas beträchtlichere Größe bemerklich. Diese letzteren liegen an der Oberfläche des rundlichen, in seiner Gestalt einer Maulbeere nicht unähnlichen Zellhaufens und wachsen, wie ein Vergleich mit anderen, nur wenig älteren Eiern lehrt, verhältnismäßig rasch noch weiter heran, während gleichzeitig ihr Protoplasma sich sehr stark vacuolisirt. Sie bilden eine mantelartige Hülle um die kleineren Embryonalzellen, sind jedoch anfänglich nicht auf der ganzen Oberfläche des Embryos gleichmäßig vertheilt.

Bei *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) geht die Bildung des Mantels nach SCHAUINSLAND (1886) aus von einer Zelle, welche der embryonalen Zellmasse an einem Pole kapuzenförmig aufsitzt. Bei *Bothriocephalus plicatus* Rud. scheint mir dagegen die Bildung des Mantels von der Äquatorialzone aus zu erfolgen. Jedenfalls bilden die Zellen des Mantels auf den ältesten Stadien, welche noch die kugelige (oder richtiger maulbeerförmige) Gestalt des Embryo zeigen, nur eine Art Gürtel um die central gelegene Masse kleiner Zellen. Diese Zellmasse selbst hat sich in der Längsrichtung des Eies gestreckt, ist also oval und reicht an den beiden Polen bis an die Oberfläche des ganzen embryonalen Zellhaufens heran. Die einzelnen Zellen des Mantels sind auf diesen Stadien noch deutlich gegen einander abgegrenzt. Sie erscheinen im optischen Schnitt halbkreisförmig oder halbmondförmig und bedingen durch die Wölbung ihrer äußeren Fläche die maulbeerähnliche Gestalt des ganzen Embryos. Erst später werden anscheinend auch die Pole der inneren Zellmasse von dem Mantel umhüllt. Die ovale Form dieser inneren Zellmasse bleibt hierbei unverändert, und da dieselbe nunmehr ringsum von dem Mantel umhüllt ist, so hat jetzt auch der ganze Embryo gleichfalls eine in der Längsrichtung des Eies gestreckte ovale Form. Gleichzeitig aber sind die Zellgrenzen zwischen den Mantelzellen undeutlich geworden, und in Zusammenhang damit hat sich auch die Oberfläche des ganzen Embryos mehr geglättet. Wohl erscheint sie immer noch etwas unregelmäßig, aber die Ähnlichkeit mit einer Maulbeere ist verloren gegangen (vgl. Taf. VI, Fig. 16). Die innere und die äußere Oberfläche des Mantels sind zwar nicht völlig, aber annähernd koncentrisch. Ob die Mantelzellen mit einander verschmelzen, wie dies SCHAUINSLAND (1886) für *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) und andere Arten angiebt, oder ob die Zellgrenzen de facto erhalten bleiben, sich aber in Folge der starken Vacuolisirung der Zellen der Beobachtung entziehen, vermag ich nicht anzugeben. Unmöglich erscheint mir das Letztere jedenfalls nicht, da ich degenerative Veränderungen, wie SCHAUINSLAND dieselben schildert, nicht habe konstatiren können. Auch bei vollentwickelten Embryonen besitzt der Mantel eine schaumig-alveoläre Struktur, welche sehr wohl auf starke Vacuolisirung des Protoplasmas rückführbar erscheint. Und dass das Protoplasma auch der noch jugendlichen und deutlich abgegrenzten Mantelzellen in der That stark vacuolisirt ist, habe ich ja schon oben angeführt. Die Zahl der Kerne in dem Mantel vollentwickelter Embryonen beträgt ca. 25 bis 30 (in der Abbildung sind nur die in

einem optischen Schnitt sichtbaren zur Darstellung gebracht); eine Abnahme derselben, wie nach SCHAUINSLAND bei *Bothriocephalus rugosus* (Gze.), hat, so weit ich feststellen konnte, nicht stattgefunden.

Dieser Mantel umschließt nun, wie bei den von SCHAUINSLAND untersuchten Bothriocephaliden, einen Haufen zahlreicher kleiner Zellen, welcher die Anlage der Oncosphäre bildet. Zellgrenzen habe ich hier allerdings auf meinen Präparaten nicht gesehen, gleichwohl lässt die große Zahl dichtgedrängter kleiner Kerne einen Rückschluss auf die Kleinheit der Zellen zu. Indessen sind in älteren Embryonen diese Zellen nicht sämmtlich gleichwerthig. Man bemerkt vielmehr im Inneren eine kleine Zahl von Zellen (ca. 6), welche sich anscheinend durch eine etwas beträchtlichere Größe auszeichnen und auch einen wesentlich größeren Kern besitzen, als die überwiegende Mehrzahl der Zellen der Oncosphäre. Es ist dies also dasselbe Verhalten, wie es SCHAUINSLAND bei *Triaenophorus nodulosus* und *Bothriocephalus latus*, bei *Ligula* und *Schistocephalus* fand, während andere Autoren ähnliche Differenzen auch an den Oncosphären der Tänien feststellten. Die nächste nachweisbare Differenzirung ist das Auftreten der sechs Embryonalhaken, welche freilich bei den gewöhnlichen Färbeverfahren von den dicht gedrängten Kernen so gut wie völlig verdeckt werden. Ihre Lagerung ist in so fern eine charakteristische, als die beiden Haken der beiden seitlichen Paare ziemlich dicht neben einander stehen, während die beiden Haken des mittleren Paares von einander ungefähr eben so weit entfernt sind, wie von den benachbarten Haken der seitlichen Paare.

Schließlich habe ich noch die »Hüllmembran« zu erwähnen, welche sich bei *Bothriocephalus plicatus* Rud. ebensowohl findet, wie bei den von SCHAUINSLAND untersuchten Bothriocephaliden-Arten. Es ist eine feine strukturlose Membran, welche in der Regel der Innenfläche der Eischale unmittelbar anliegt und sich dann dem Auge vollkommen entzieht. Nachweisbar ist sie nur in den Eiern, in welchen sie sich von der Eischale etwas abgehoben hat, sei es stellenweise, sei es im ganzen Umfange des Eies, wie in Fig. 16 auf Taf. VI. Sie bildet dann eine scharfe Grenzlinie für die körnigen Dottermassen, welche auch die älteren Embryonen noch umgeben, und welche namentlich an den beiden Polen des Eies angehäuft sind. Die Entstehung dieser Membran habe ich nicht feststellen können. Gegenüber *Bothriocephalus rugosus* (Gze.) finden sich jedenfalls Abweichungen, denn so große »Hüllmembranzellen«, wie sie SCHAUINSLAND bei dieser Art gefunden hat, sind bei *Bothriocephalus plicatus* Rud.

nicht vorhanden. Auch wo ich der Hüllmembran anliegende Kerne nachweisen konnte, waren dieselben im Gegensatz zu den riesigen Kernen der Hüllmembranzellen von *Bothriocephalus rugosus* verhältnismäßig klein (kleiner jedenfalls als die Kerne der Mantelzellen) und etwas abgeflacht. Da dieselben stets nur sehr spärlich waren, dürften sie in den Eiern, in welchen ich ihre Anwesenheit nicht konstatiren konnte, durch den zellreichen Embryo verdeckt worden sein.

Auch in reifen Eiern fanden sich stets zwischen der Hüllmembran und dem Embryo noch Dotterreste, wie denn überhaupt, nach SCHAUINSLAND's Fig. 8 auf Taf. VIII der Jen. Zeitschr. Bd. XIX zu urtheilen, das reife Uterinei von *Bothriocephalus plicatus* Rud. eine sehr große Ähnlichkeit besitzt mit dem entsprechend weit entwickelten Ei von *Triaenophorus nodulosus* (Pall.). Sollte diese Ähnlichkeit etwa darauf hinweisen, dass die ältesten von mir beobachteten Embryonen noch nicht völlig reif waren, dass vielmehr auch bei *Bothriocephalus plicatus* Rud. (nach Ablage der Eier?) noch ein Wimperkleid zur Ausbildung gelangt?

III. Systematisches.

In der vorstehenden Besprechung der Genitalorgane der Bothriocephaliden mit marginaler Genitalöffnung ist eine Art überhaupt noch nicht genannt worden, obwohl gerade sie für die Systematik eine besondere Bedeutung besitzt. Ich meine das *Dibothrium longicolle* Mol. 1858, welches im Jahre 1892 von RAILLIET zum Typus einer besonderen Gattung erhoben worden ist — durch den an einige kurze systematische Bemerkungen über Vogeltänien sich anschließenden einzigen Satz:

> »Par contre, le *Bothriocephalus longicollis* Molin, 1858, qui a les pores génitaux marginaux, deviendra le type d'un nouveau genre *Bothriotaenia*.«

Ein Merkmal der neuen Gattung soll also offenbar die marginale Lage der Genitalöffnung sein, und in der That ist die Gattung *Bothriotaenia* für Bothriocephaliden mit marginaler Genitalöffnung zu fast allgemeiner Anerkennung gelangt. Da indessen diese Lage der Genitalöffnung allein keine ausreichende Gattungsdiagnose zu liefern vermag, so ist zur Beurtheilung des von RAILLIET geschaffenen Gattungsbegriffes eine kritische Besprechung des *Dibothrium longicolle* Mol. nothwendig.

Dieser Cestode, von v. Linstow (1878) in seinem Compendium der Helminthologie als *Bothriocephalus longicollis* (Mol.) aufgeführt, ist nur ein einziges Mal in einem Huhn gefunden, und was wir von ihm wissen, ist herzlich wenig. Die erste kurze Beschreibung findet sich in dem »Prospectus helminthum etc.« von Molin (1858); dieselbe findet sich mit wenigen Ergänzungen wieder in desselben Autors »Prodromus faunae helminthologicae Venetae« (1861).

»Caput minimum clavaeforme, incrassatum, bothriis duobus marginalibus oblongis; os terminale, centrale parvum; collum gracillimum, longum; corpus taeniaeforme, depressum (etc., folgt eine kurze Beschreibung der Proglottidenform) ...; aperturae genitales marginales, secundae, in medio marginis. Longit. 0,018—0,027; lat. 0,004.«

In dieser Diagnose ist namentlich auffallend die Angabe über die Mundöffnung, welche Stiles (1896) erklärt durch »a small central depression on the summit«. Eine solche scheitelständige Vertiefung ist indessen von keinem anderen Bothriocephaliden bekannt, auch macht Molin selbst bei keiner anderen Art eine ähnliche Bemerkung. Gleichwohl würde diese Angabe eben so wenig mit Sicherheit gegen die Bothriocephaliden-Natur der von Molin beschriebenen Art geltend gemacht werden können, wie der verdickte, keulenförmige Scolex auf langem, schlankem Halse — wenn nicht in dem italienischen Texte noch eine sehr wichtige Stelle folgte:

»Gli articoli perfettamenta maturi sembravano composti di varii pezzi angolari a musaico, ciascuno dei quali però non era altro che una teca trasparente attraverso la sostanza del corpo, e conteneva uova in numero indeterminato, nidulate in una sostanza di colore più oscuro. In ogni uovo potei distinguere la vescichetta germinativa.«

Eine solche Mosaikzeichnung in Folge von gruppenweiser Anhäufung von Eiern stünde unter den Bothriocephaliden völlig isolirt da, während sie gerade im Gegentheil sehr charakteristisch ist für eine andere Cestodengruppe, die Gattung *Davainea*, von welcher auch eine Reihe von Arten gerade aus dem Huhne bekannt sind. Man vergleiche z. B. mit dem gegebenen Citate die folgende Beschreibung, welche derselbe Autor in demselben »Prodromus faunae helminthologicae venetae« (p. 255) von *Davainea tetragona* (Mol.) giebt:

»All' esame microscopico di uno qualunque degli articoli posteriori dei due esemplari pienamente sviluppati, sembrava sotto un forte ingrandimento che oguno di essi sia formato da varii

pezzi irregolari di varia dimensione connessi insieme a musaico. Estratto uno di questi pezzi dalla sostanza del corpo ed esaminatolo accuratamente coi più forti ingrandimenti, risultava che esso era una capsula determinata da apposita membrana trasparente senza struttura, la quale conteneva da 5 a 20 uovicini separati l'uno dall' altro mediante una massa oscura e granulosa. Gli uovicini stessi erano perfettamente trasparenti, ed in ciascuno di essi si poteva distinguere la vescichetta germinativa.«

Ich bin hiernach davon überzeugt, dass *Dibothrium longicolle* Mol. überhaupt kein Bothriocephalide ist, sondern eine *Davainea*, welche wahrscheinlich, wie dies bei Vogelcestoden so rasch geschieht, schon etwas macerirt war, so dass namentlich der Scolex schlecht erhalten war und Molin daher irre führen konnte. Damit scheidet dann aber auch die für diese so völlig ungenügend bekannte Art geschaffene Gattung *Bothriotaenia* Railliet 1892 aus dem Bothriocephaliden-Systeme aus.

Etwas anders steht es mit der Gattung *Polyonchobothrium* Dies. Im Jahre 1853 hatte Leydig einen bewaffneten Cestoden aus *Polypterus bichir* beschrieben unter dem Namen *Tetrabothrium polypteri*. Diesing (1854) stellte die Art unter Schaffung des Subgenus *Polyonchobothrium* und Änderung des Speciesnamens in *septicolle* zur Gattung *Onchobothrium*. 1864 jedoch erhob er *Polyonchobothrium* zum Range einer selbständigen Gattung, reihte die früher einzige Art (*Polyonchobothrium septicolle* Dies.) jedoch jetzt nur mit einem Fragezeichen ein (»an species hujus generis?«) und basirte die Gattung hauptsächlich auf den von Wedl als *Acanthobothrium crassicolle* beschriebenen Cestoden aus *Trygon pastinaca*. Trotzdem muss wohl *Polyonchobothrium septicolle* Dies. unter Wiederherstellung des ursprünglichen Speciesnamens als *Polyonchobothrium polypteri* (Leyd.) als typische Art der Gattung angesehen werden.

Dieser Cestode sollte nun unter Anderem dadurch charakterisirt sein, dass er am Halse vier Längsleisten besitze. Monticelli (1890) hat jedoch darauf hingewiesen, dass diese angeblichen Längsleisten des Halses nichts Anderes sind als die Seitenwände der beiden Sauggruben an einem typischen Bothriocephaliden-Scolex. Er nennt in Folge dieser Ansicht, welche in der That einen sehr hohen Grad von Wahrscheinlichkeit für sich hat, den fraglichen Cestoden *Bothriocephalus polypteri* (Leyd.), vereinigt ihn dann aber gleich darauf mit *Bothriocephalus microcephalus* Rud. zu einer neuen Gattung *Ancistrocephalus*.

Diese Vereinigung der beiden Arten in einer Gattung ist indessen auf Grund unserer jetzigen Kenntnisse nicht berechtigt, ganz abgesehen davon, dass, wenn man sie annimmt, kein Grund zur Bildung eines neuen Gattungsnamens vorliegt.

Allerdings wird auch heut zu Tage noch von manchen Helminthologen das Cestodensystem in erster Linie auf den Scolex begründet. Am krassesten hat das neuerdings wohl Ariola ausgesprochen, indem er spricht von den »organi di fissazione, che pure in questi parassiti costituirono sempre il carattere fondamentale, sul quale elmintologi antichi e moderni poggiarono le prime grandi suddivisioni del gruppo«. Die Haftapparate des Scolex gehören jedoch zu denjenigen Organen der Cestoden, welche für den betreffenden Organismus von allergrößtem Nutzen sind. Ihre Ausbildung steht daher auch in einer vergleichsweise sehr großen Abhängigkeit von den jeweiligen Lebensbedingungen der einzelnen Arten und ist daher ceteris paribus ein verhältnismäßig minderwerthiges systematisches Merkmal. Die frühere Anschauung, dass ein Organ um so wichtiger für die Systematik sei, je wichtiger es für den betreffenden thierischen Organismus ist, hat längst der umgekehrten Auffassung weichen müssen. Allgemein halten wir heute ein Organ für um so weniger geeignet einer natürlichen Systematik als Grundlage zu dienen, je werthvoller es für den thierischen Organismus, je mehr es daher auch den Einflüssen von dessen Lebensbedingungen und damit der Abänderung durch natürliche Zuchtwahl unterworfen ist. Wenn gerade bei den Cestoden diese Auffassung noch nicht allgemein hat zum Durchbruch kommen können, so ist dies nur die Folge davon, dass die ungenügend bekannten Cestodenarten, speciell diejenigen, von welchen man fast nur den Scolex kennt, so zahlreich sind. Diese Lücke in unseren bisherigen Kenntnissen kann aber nicht geltend gemacht werden gegen den Satz, dass ein natürliches Cestodensystem nur auf anatomischer Basis erreicht werden kann, nicht dagegen auf Grund von Äußerlichkeiten des Scolex.

Von diesem Standpunkte aus aber kann der von Leydig entdeckte Cestode in einem natürlichen Cestodensysteme noch keine Stätte finden, da sein anatomischer Bau noch völlig unbekannt ist. Kennt man doch nicht einmal die Lage der Genitalöffnung, wenn auch Riggenbach (1896) es als »wahrscheinlich« ansieht, dass die Art zur Gattung *Bothriotaenia* Raill., oder mit anderen Worten, zu den Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen gehöre.

Mit den beiden vorstehend besprochenen Cestoden, dem *Dibothrium longicolle* Mol. und dem *Polyonchobothrium polypteri* (Leyd.),

theilt das Schicksal, nur ein einziges Mal gefunden worden zu sein, noch ein dritter hier zu besprechender Cestode, welchen MONIEZ in den Appendices pyloricae eines Lachses (*Salmo spec.*) entdeckt und ohne Beifügung eines Speciesnamens *Leuckartia* getauft hat. Es ist nach den beiden Publikationen von MONIEZ (1879 und 1881) recht schwer sich ein deutliches Bild von dem Bau dieses Cestoden zu machen, dessen Scolex anscheinend abgerissen war. Sicherlich handelt es sich um einen Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen, dessen Genitalorgane freilich von MONIEZ nicht in allen Punkten richtig aufgefasst worden sind; und wahrscheinlich handelt es sich um den in Salmoniden sehr häufigen *Bothriocephalus infundibuliformis* Rud. Ich habe wenigstens vergebens nach Kennzeichen gesucht, welche die *Leuckartia* von letztgenannter Art zu unterscheiden gestatteten, obwohl ARIOLA (1899) sie neuerdings sogar zum Typus einer besonderen Familie *Leuckartidae* erhoben hat.

Wenn ich nunmehr dazu übergehe aus meinen Untersuchungen die systematischen Schlussfolgerungen zu ziehen, so kann ich mich mit Rücksicht auf meine Ausführungen in den Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft (1899, p. 30—41) kurz fassen, da es mir überflüssig erscheint, das schon dort Gesagte hier noch einmal vollständig abzuschreiben.

Bei Aufstellung eines natürlichen Systems der Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen können zur Zeit meines Erachtens nur folgende Arten berücksichtigt werden: *Bothriocephalus infundibuliformis* Rud., *rugosus* (Gze.), *fragilis* Rud., *microcephalus* Rud., *imbricatus* (Dies.) und *plicatus* Rud., sowie *Triaenophorus nodulosus* (Pall.). Schon bei *Bothriocephalus rectangulum* (Bloch) und *Bothriotaenia chilensis* Riggb. weist unsere Kenntnis des anatomischen Baues, wie aus meiner obigen Darstellung zur Genüge hervorgehen dürfte, noch empfindliche Lücken auf, und die übrigen Arten sind anatomisch noch völlig unbekannt.

Von jenen erstgenannten Arten, deren anatomische Verhältnisse ja vorstehend ausführlich besprochen worden sind, so weit wenigstens die Genitalorgane in Betracht kommen, stimmen *Bothriocephalus rugosus* (Gze.), *infundibuliformis* Rud. und *fragilis* Rud. in allen wesentlichen Punkten überein, und eben so groß ist die Übereinstimmung zwischen *Bothriocephalus microcephalus* Rud. und *imbricatus* (Dies.), während *Bothriocephalus plicatus* Rud. und *Triaenophorus nodulosus* Pall., jeder für sich gewisse Besonderheiten aufweisen. Wir können

hiernach diese Arten in vier Gruppen theilen, welchen zweckmäßig der Charakter von Gattungen beigelegt wird.

Eine dieser Gattungen würde alsdann den alten RUDOLPHI'schen Gattungsnamen *Triaenophorus* behalten müssen; typische, weil ursprüngliche einzige Art: *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) Rud. Als spec. inqu. muss der Gattung vorläufig auch noch der anatomisch völlig unbekannte *Triaenophorus robustus* Olss. eingereiht werden, während die systematische Stellung von *Triaenophorus anguillae* Lönnbg. 1889 durchaus ungewiss bleibt. Wie von mir schon in meiner eben erwähnten Arbeit betont wurde, könnte diese ganz ungenügend bekannte Art nur dann in der Gattung *Triaenophorus* verbleiben, wenn LÖNNBERG's Angabe von der flächenständigen Lage der Genitalöffnungen sich als irrthümlich herausstellen sollte.

Für die Gattung, welche von *Bothriocephalus rugosus* (Gze.), *infundibuliformis* Rud. und *fragilis* Rud. gebildet wird, stehen zwei Gattungsnamen zur Verfügung: *Leuckartia* Moniez 1879 (typische, weil ursprünglich einzige Art = *Bothriocephalus infundibuliformis* Rud. — vgl. meine obigen Ausführungen) und *Abothrium* van Bened. 1870 (typische, weil ursprünglich einzige Art *Abothrium gadi* van Bened. 1870 = *Bothriocephalus rugosus* [Gze. 1782] Rud. 1810 = *Abothrium rugosum* [Gze. 1782] Lönnbg. 1889). Von diesen beiden Namen ist dann natürlich der prioritätsberechtigte VAN BENEDEN'sche Gattungsname beizubehalten, während die typische Art selbstverständlich den alten GOEZE'schen Speciesnamen behalten muss. Von den beiden anderen Arten der Gattung ist noch auf Grund des Prioritätsgesetzes umzutaufen *Bothriocephalus infundibuliformis* Rud. 1810, weil synonym zu *Taenia crassa* Bloch 1779.

Für *Bothriocephalus microcephalus* Rud. und *imbricatus* (Dies.) habe ich den Gattungsnamen *Ancistrocephalus* Montic. beibehalten, da MONTICELLI diese Gattung augenscheinlich hauptsächlich auf die von ihm selbst untersuchte Art *Bothriocephalus microcephalus* Rud. begründet hat, wenn er auch nicht ausdrücklich eine der beiden von ihm angeführten Arten als typische bezeichnet. Sollte dereinst sich herausstellen, dass auch *Polyonchobothrium polypteri* (Leyd.) in dieselbe Gattung gehört, dann würde *Ancistrocephalus* Montic. 1890 als synonym zu *Polyonchobothrium* Dies. (1854) 1864 einzuziehen sein.

Für *Bothriocephalus plicatus* Rud. endlich war ein neuer Gattungsname zu bilden und habe ich als solchen mit Rücksicht auf die eigenartige Wohnröhre, in welche das Vorderende erwachsener Exemplare eingeschlossen ist, den Namen *Fistulicola* vorgeschlagen.

Nach ihren auffälligsten Unterschieden würden sich diese vier Gattungen dann folgendermaßen unterscheiden lassen:

A. Eier ungedeckelt. Uterus mit großer, auf einer Reihe von Querschnitten das ganze Markparenchym erfüllender Uterushöhle.

1. Scolex unbewaffnet, äußere Gliederung meist in Folge starker Querrunzelung der Proglottiden undeutlich, Uterusmündung median, Dotterstöcke größtentheils zwischen den Bündeln der Längsmuskulatur, in zwei seitlichen, jedoch bis fast an die Medianlinie heranreichenden Feldern . . . . **Gen. Abothrium.**

   a. Dotterstöcke zum Theil noch nach innen von den Längsmuskeln. Schmarotzt in Gadiden und bildet mitunter einen Pseudoscolex . . . . **Abothrium rugosum** (Gze.).

   b. Dotterstöcke ausschließlich zwischen den Längsmuskeln. Pseudoscolexbildung nicht beobachtet. Schmarotzt in Salmoniden. . . . . **Abothrium crassum** (Bloch.).

   c. Dotterstöcke zum Theil noch nach außen von den Längsmuskeln. Pseudoscolexbildung nicht beobachtet. Schmarotzt in *Alosa finta* . . . . **Abothrium fragile** (Rud.).

B. Eier gedeckelt, Uterushöhle fehlend oder doch wenigstens stets im Verhältnis zum Gesammtquerschnitt der Markschicht nur schwach entwickelt.

2) Scolex mit kleinen Häkchen bewaffnet oder unbewaffnet, äußere Gliederung vollkommen und sehr deutlich ausgesprochen; Uterusmündung meist seitlich verschoben, unregelmäßig abwechselnd; Dotterstöcke in der Markschicht, und zwar hauptsächlich in zwei seitlichen Feldern, marginal von den Längsnerven, welche jedoch durch eine dorsal gelegene Schicht von Drüsenfollikeln mit einander in Verbindung stehen. **Gen. Ancistrocephalus.**

   a. Scolex bewaffnet. Schmarotzt in Fischen. **Ancistrocephalus microcephalus** (Rud.).

   b. Scolex unbewaffnet. Schmarotzt in Seeschildkröten. **Ancistrocephalus imbricatus** (Dies.).

3) Scolex unbewaffnet, an erwachsenen Individuen stets durch einen Pseudoscolex ersetzt, welcher in einer in die Peritonealhöhle des Wirthes hineinragenden Wohnröhre steckt. Äußere Gliederung vollkommen; Glieder sehr kurz, mit verlängerten und sich blattartig überlagernden freien Seitentheilen. Uterusmündung dem die Genitalöffnung tragenden Gliedrande stark genähert. Dotterstöcke in gürtelförmiger Anordnung in den

freien Seitentheilen, nach außen von der gesammten durchgehenden Längsmuskulatur . . . . **Gen. Fistulicola.**

Zur Zeit einzige Art (aus dem Schwertfisch).

Fistulicola plicatus (Rud.).

4) Scolex mit vier dreispitzigen Häkchen bewaffnet. Pseudoscolexbildung nicht beobachtet. Äußere Gliederung fehlt völlig. Uterusmündung median oder (häufiger) ein wenig seitlich verschoben nach dem der Genitalöffnung abgewandten Seitenrande zu. Dotterstöcke in mantelförmiger Anordnung zwischen Subcuticula und Längsmuskulatur.

Gen. Triaenophorus.

a. Einzige gut bekannte Art, aus dem Darmkanale zahlreicher Knochenfische, namentlich des Hechtes, als Larve in subperitonealen Cysten (mit besonderer Vorliebe in der Leber) gleichfalls aus zahlreichen Knochenfischen und namentlich wieder aus dem Hechte bekannt.

Triaenophorus nodulosus (Pall.).

b. Species incerta, anatomisch nicht untersucht, von *Triaenophorus nodulosus* sich angeblich durch etwas plumpere Haken unterscheidend, anscheinend auch durch etwas dickeren, gegen den Hals schärfer abgesetzten Scolex. Larve nicht subperitoneal, sondern in der Muskulatur (von *Coregonus albula* und *Coregonus lavaretus*) encystirt. Geschlechtsreif im Darmkanal des Hechtes.

Triaenophorus robustus Olss.

c. Species incerta, angeblich mit ventraler Uterusmündung und dorsaler Mündung von Cirrus und Vagina (falls diese Angabe nicht etwa irrthümlich sein sollte, sicher nicht hierher gehörig), aus *Anguilla vulgaris*.

Triaenophorus anguillae Lönnbg.

Von den Arten mit äußerer Gliederung besitzt keine einzige einen ungegliederten Hals.

Eine ausführlichere Charakteristik der vier Gattungen habe ich in den Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft für 1899 zusammengestellt. Ich glaube hier um so mehr auf eine vollständige Wiedergabe derselben verzichten zu dürfen, da sie ihrem wesentlichen Inhalte nach und nur in der Form ein wenig verändert in die jedenfalls noch vor dieser Arbeit erscheinende Schlusslieferung des die Cestoden behandelnden Theiles von Bronn's Klassen

und Ordnungen übernommen worden sind. Ich habe mich desshalb hier darauf beschränkt, nur diejenigen Merkmale zusammenzustellen, welche mir, zur Zeit wenigstens, die geeignetsten zu sein scheinen zur praktischen Bestimmung der Formen. Die Lage der Dotterstocksfollikel ist mit aufgenommen worden, weil sie sich auf einem einzigen Querschnitt durch eine reife Proglottis feststellen lässt. Hinsichtlich aller übrigen anatomischen Details dagegen verweise ich auf die eben erwähnten ausführlicheren Gattungscharakteristiken bez. auf den vergleichend-anatomischen Hauptabschnitt dieser Arbeit.

Was nun endlich noch die Unterbringung der vier Gattungen im System der Bothriocephaliden anbetrifft, so habe ich dieselben in meinem mehrfach citirten Vortrag auf der vorjährigen Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft zu einer Unterfamilie der Bothriocephaliden vereinigt, welche ich nach der am längsten unterschiedenen Gattung *Triaenophorinae* genannt habe. Ich habe jedoch gleichzeitig auch schon darauf hingewiesen, dass es sich vielleicht dereinst als nothwendig herausstellen wird, für die Arten mit ungedeckelten Eiern eine besondere Unterfamilie zu schaffen, während dagegen eine Gegenüberstellung des *Triaenophorus* einerseits, der übrigen Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen (»Bothriotänien« im Sinne RIGGENBACH's) andererseits zur Zeit durch nichts gerechtfertigt wird. Auch hinsichtlich dieser Fragen kann ich hier auf meine früheren Ausführungen verweisen, welche auf dem in dieser Arbeit ausführlich mitgetheilten vergleichend-anatomischen Material beruhen.

Königsberg, im Februar 1900.

Verzeichnis der Gattungen und Arten mit Synonymie- und Litteratur-Angaben.

Abothrium van Bened. 1870, emend. Lühe 1899. (Typische Art: *Abothrium rugosum.*)

Litteratur:

1870. P. J. VAN BENEDEN, Les poissons des côtés de Belgique, leurs parasites etc. Bruxelles 1870. p. 56. Taf. V, Fig. 14 und Taf. VI, Fig. 17.

1889. E. LÖNNBERG, Bidrag till kännedomen om i Sverige förekommande Cestoder. In: Bihang K. Svenska Vet. Akad. Handl. Vol. XIV. Afd. 4. No. 9. 1889. p. 38—39.

1891. —— Anatomische Studien über skandinavische Cestoden. (K. Svenska Vet. Akad. Handl. Vol. XXIV. Nr. 6. Stockholm 1891.) p. 75—84. Taf. I, Fig. 3—5.

1899. M. Lühe. Zur Anatomie und Systematik der Bothriocephaliden. In: Verhandlungen D. Zoolog. Gesellsch. Vol. IX. 1899. p. 38 f. und. 55.

Abothrium crassum (Bloch 1779) Lühe 1899.

Synonym: *Taenia crassa* Bloch. 1779.
Taenia salmonis O. F. Müll. 1780.
Taenia tetragonoceps Pall. 1781 e. p.
Taenia proboscidea Batsch 1786.
Rhytis proboscidea Zed. 1803.
Bothriocephalus proboscideus Rud. 1810.
Dibothrium proboscideum Dies. 1850.
Taenia salvelini Schrank 1790.
Rhytis salvelini Zed. 1803.
Bothriocephalus infundibuliformis Rud. 1810.
Dibothrium infundibuliforme Dies. 1850.
Bothriotaenia infundibuliformis R. Bl. 1894.
Bothriocephalus suecicus Lönnb. 1889.
Bothriotaenia suecica R. Bl. 1894.
Leuckartia Moniez 1879 (siehe diese).

Litteratur:

1779. M. E. Bloch. Beitrag zur Naturgeschichte der Würmer, welche in anderen Thieren leben. In: Beschäft. d. Berl. Ges. nat. Freunde. Vol. IV. Berlin 1779. p. 545. Taf. X, Fig. 8—9.

1810. C. A. Rudolphi. Entozoorum historia naturalis. Vol. II. Pars II. Amstelaedami 1810. p. 39—42 und 46—48.

1889. E. Lönnberg. Bidrag till kännedomen om i Sverige förekommande Cestoder. In: Bihang Svenska Vet. Akad. Handl. Vol. XIV. Afd. 4. No. 9. p. 35 f. d. Sonderabdr.

1892. Fr. Matz. Beiträge zur Kenntnis der Bothriocephalen. In: Archiv für Naturgesch. Jahrg. LVIII. 1892. Bd. I. p. 110—112. Taf. VIII. Fig. 17 bis 18. (Mit Verzeichnis der Litteratur seit Rudolphi.)

1894. R. Blanchard. Notices sur les parasites de l'homme. (3. série.) In: C. R. Soc. Biol. Paris 1894.

1896. E. Riggenbach. Bemerkungen über das Genus Bothriotaenia Railliet. In: Centralbl. Bact. und Parasitenkunde. Vol. XX. 1896. p. 227 f.

1897. Edw. Linton. Notes on Cestode Parasites of Fishes. In: Proc. U. S. Nat. Mus. Vol. XX. 1897. p. 434—435. Taf. XXX. Fig. 3—6.

1898. P. Mühling. Helminthenfauna der Wirbelthiere Ostpreußens. In: Archiv für Naturgesch. Jahrg. LXIV. 1898. p. 35.

1898. Condorelli. Contributo allo studio della fauna elmintologica di taluni pesci della provincia di Roma. In: Bollett. Soc. Rom. Studii Zoolog. Vol. VII. Fasc. III. 1898. (Mir nicht zugängig. Citirt nach Ariola.)

1899. Vinc. Ariola. Osservazioni sopra alcuni Dibotrii dei pesci. In: Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Genova. No. 73. 1899. p. 3—4 und in: Atti Soc. Ligust. Sc. Natur. e Geogr. Vol. X. p. 7—8 des Sonderabdr.

1899. M. Lühe. Zur Anatomie und Systematik der Bothriocephaliden. In: Verhandlungen D. Zool. Gesellsch. IX. 1899. p. 39.

Abothrium fragile (Rud. 1802) Lühe 1899.

Synonym: *Taenia fragilis* Rud. 1802.
Bothriocephalus fragilis Rud. 1810.

Synonym: *Dibothrium fragile* Dies. 1850.
Bothriotaenia fragilis R. Bl. 1894.

Litteratur:

1802. C. A. RUDOLPHI. Beobachtungen über die Eingeweidewürmer. In: WIEDEMANN's Arch. f. Zool. u. Zootomie. Bd. III. 1. St. p. 108.
1810. —— Entozoorum historia naturalis. Vol. II. P. II. 1810. p. 45—46.
1848. v. SIEBOLD. Lehrbuch der vergl. Anatomie der wirbellosen Thiere. Berlin 1848. p. 147. Anm. 26.
1850. C. M. DIESING. Systema helminthum. Vol. I. Wien 1850. p. 593 mit Angabe der Litteratur seit RUDOLPHI).
1887. M. STOSSICH. Brani di elmintologia tergestina. In: Boll. Soc. Adriat. sc. nat. Trieste. Vol. IX. 1887. p. 7.
1892. F. MATZ. Beiträge zur Kenntnis der Bothriocephalen. In: Arch. f. Naturg. LVIII. Jahrg. 1882. Bd. I. p. 117. Taf. VIII, Fig. 22.
1894. R. BLANCHARD. Notices sur les parasites de l'Homme. 3e série. In: C. R. Soc. Biol. Paris. 1894.
1896. E. RIGGENBACH. Bemerkungen über das Gen. Bothriotaenia. In: Centralbl. für Bakt. und Parasitenkunde. Vol. XX. 1896. p. 223 u. 229.
1896. VINC. ARIOLA. Sopra alcuni dibotrii e sulla classificazione del genere Bothriocephalus. In: Atti Soc. Ligust. Sc. Natur. e Geogr. Vol. VII. Fasc. 4. 1896.
1898. P. MÜHLING. Die Helminthenfauna der Wirbelthiere Ostpreußens. In: Arch. für Naturgesch. LXIV. Jahrg. 1898. Bd. I. p. 35.
1898. M. STOSSICH. Saggio di una fauna elmintologica di Trieste e provincie contermini. Trieste 1898. p. 117.
1899. M. LÜHE. Beiträge zur Kenntnis der Bothriocephaliden. I. In: Centralbl. für Bakt. u. Parasitenkunde. Vol. XXVI. 1899. p. 704—706.

Abothrium gadi van Bened. 1870 = *Abothrium rugosum* (Gze. 1782) Lönnbg. 1889.

Abothrium rugosum (Gze. 1782) Lönnbg. 1889.

Synonym: *Taenia tetragonoceps* Pall. 1781 e. p.
Taenia rugosa Gze. 1782.
Bothriocephalus rugosus Rud. 1810.
Dibothrium rugosum Dies. 1850.
Bothriotaenia rugosa R. Bl. 1894.
Rhytis conoceps Zed. 1803.
Abothrium gadi van Bened. 1870.

Litteratur:

1782. J. A. E. GOEZE. Versuch einer Naturgeschichte der Eingeweidewürmer thierischer Körper. Blankenburg 1782. p. 410—414. Taf. XXXIII. Fig. 1 bis 5.
1810. C. A. RUDOLPHI. Entozoorum historia naturalis. Vol. II. P. II. 1810. p. 42—45.
1886. H. SCHAUINSLAND. Die embryonale Entwicklung der Bothriocephalen. In: Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XIX. (N. F. XII.) p. 527—537. Taf. VII, Fig. 1—28.
1888. v. LINSTOW. Helminthologisches. In: Archiv für Naturgesch. LIV. Jahrg. 1888. Bd. I. p. 242—245. Taf. XVI, Fig. 15—26.

1891. E. Lönnberg. Anatomische Studien über skandinavische Cestoden. Stockholm 1891. (S. unter *Abothrium*.)
1891. Edw. Linton. Notes on Entozoa of Marine Fishes of New England, with descriptions of several new species. In: U. S. Fish. Comm. Report for 1887. Washington 1891. p. 750—754. Taf. III, Fig. 7—10.
1892. F. Matz. Beiträge zur Kenntnis der Bothriocephalen. In: Arch. f. Naturg. LVIII. Jahrg. 1892. Bd. I. p. 113—114. Taf. VIII, Fig. 17—18. (Mit Verzeichnis der hier nicht aufgeführten älteren Litteratur.)
1894. R. Blanchard. Notices sur les parasites de l'homme. 3e série. In: C. R. Soc. Biol. Paris. 1894.
1896. E. Riggenbach. Bemerkungen über das Genus Bothriotaenia. In: Centralbl. f. Bakt. und Parasitenkunde. Vol. XX. 1896. p. 223 u. 228.
1898. P. Mühling. Helminthenfauna der Wirbelthiere Ostpreußens. In: Archiv für Naturgesch. LXIV. Jahrg. 1898. Bd. I. p. 35.
1897. Edw. Linton. Notes on Cestode Parasites of Fishes. In: Proc. U. S. Nat. Mus. Vol. XX. 1897. p. 431. Taf. XXVIII, Fig. 9—10, Taf. XXIX, Fig. 1—4.

Anchistrocephalus Montic. 1890 = *Ancistrocephalus* von *τὸ ἄγκιστρον*.
Ancistrocephalus Montic. 1890, emend. Lühe 1899.

Litteratur:

1890. Fr. S. Monticelli. Note elmintologiche. In: Boll. Soc. Nat. Napoli. Anno IV. 1890. p. 202.
1899. M. Lühe. Zur Anatomie und Systematik der Bothriocephaliden. In: Verh. D. Zool. Gesellsch. IX. 1899. p. 37.
1900. —— Beiträge zur Kenntnis der Bothriocephaliden. In: Centralbl. f. Bakt. und Parasitenkunde. XXVII. 1900. p. 209 Anm.

Ancistrocephalus imbricatus (Dies. 1850) Lühe 1899.
Synonym: *Dibothrium imbricatum* Dies. 1850.
Bothriocephalus imbricatus Linst. 1878.
Anchistrocephalus imbricatus Lühe 1899.

Litteratur:

1850. C. M. Diesing. Systema helminthum. Vol. I. Wien 1850. p. 589.
1878. O. v. Linstow. Compendium der Helminthologie. Hannover 1878. p. 180.
1898. M. Lühe. Oochoristica nov. gen. Taeniadarum. In: Zool. Anz. Vol. XXI. 1898. p. 652.
1899. —— Beiträge zur Kenntnis der Bothriocephaliden. I. In: Centralbl. für Bakt. und Parasitenkunde. Vol. XXVI. 1899. p. 711—712.

Ancistrocephalus macracanthus Montic. 1890 = *Polyonchobothrium polypteri* (Leyd.).
Ancistrocephalus microcephalus (Rud. 1819) Montic. 1890.
Synonym: *Bothriocephalus microcephalus* Rud. 1819.
Bothriocephalus sagittatus F. S. Leuck. 1819.
Dibothrium microcephalum Dies. 1850.
Anchistrocephalus microcephalus Montic. 1890.
Bothriotaenia microcephala Riggb. 1896.

Litteratur:

1819. C. A. Rudolphi, Entozoorum synopsis. Berlin 1819. p. 138 u. 473—474.
1890. Fr. S. Monticelli, Di una forma teratologica di *Bothriocephalus microcephalus*. In: Boll. Soc. Nat. Napoli Anno IV. 1890. p. 128—130. 3 Fig. im Text.

1891. Edw. Linton, Notes on Entozoa of New England. In: U. S. Fish Comm. Report for 1887. Washington 1891. p. 736—745. Taf. II, Fig. 5—18.

1892. Fr. Matz, Beiträge zur Kenntnis der Bothriocephalen. In: Archiv für Naturgesch. LVIII. Jahrg. 1892. Bd. I. p. 115—116. Taf. VIII, Fig. 19 bis 21. (Mit Angabe der älteren Litteratur.)

1896. E. Riggenbach, Bemerkungen über das Gen. Bothriotaenia. In: Centralbl. f. Bakt. und Parasitenkunde. Vol. XX. 1896. p. 223 u. 228.

1896. M. Stossich, Elminti trovati in un Orthagoriscus mola. In: Boll. Soc. Adriat. Sc. Nat. Trieste. Vol. XVII. 1896. p. 189.

1898. —— Saggio di una fauna elmintologica di Trieste e provincie contermini. Trieste 1898. p. 115.

1899. M. Lühe, Beiträge zur Kenntnis der Bothriocephaliden. I. In: Centralbl. f. Bakt. und Parasitenkunde. Vol. XXVI. 1899. p. 712.

Ancistrocephalus polypteri (Leyd. 1853) Montic. 1890 = Typus der Gattung *Polyonchobothrium* Dies. 1854.

Bothriocephalus Rud. 1808—10. Zu dieser Gattung, als deren typische Art *Bothriocephalus bipunctatus* Zed. 1800 (Lühe 1899 = *Bothr. punctatus* Rud. 1808—10) angesehen werden muss (vgl. M. Lühe, Zur Anatomie und Systematik der Bothriocephaliden. In: Verhandl. D. Zool. Gesellsch. IX. 1899. p. 42 f. und M. Lühe, Beiträge zur Kenntnis der Bothriocephaliden. III. In: Centralbl. f. Bakt. und Parasitenkunde. XXVII. 1900. p. 210 Anm.) sind zeitweise auch sämmtliche Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen gerechnet worden, mit Ausnahme von *Bothriotaenia chilensis* Riggb., *Dibothrium hastatum* Lint. und den Arten der Gattung *Triaenophorus* Rud., d. h. also folgende Arten (siehe auch unter *Bothriotaenia* und *Dibothrium*):

Bothriocephalus dalmatinus Stoss. 1897 spec. inqu.
Synonym: *Bothriotaenia dalmatina* Ariola 1899.

Litteratur:

1897. M. Stossich, Note parassitologiche. In: Boll. Soc. Adriat. Sc. Natur. Trieste. Vol. XVIII. 1897. p. 9.

1899. V. Ariola, Osservazioni sopra alcuni dibotrii dei pesci. In: Atti Soc. Ligust. Sc. Natur. e Geogr. Vol. X. p. 5—7 des Sonderabdr. Taf. IV, Fig. 1—4.

Bothriocephalus fragilis Rud. = *Abothrium fragile* (Rud.) Lühe.

Bothriocephalus imbricatus (Dies.) v. Linst. = *Ancistrocephalus imbricatus* (Dies.) Lühe.

Bothriocephalus infundibuliformis Rud. = *Abothrium crassum* (Bloch) Lühe.

Bothriocephalus longicollis Mol. = *Bothriotaenia longicollis* (Mol.) Raill.

Bothriocephalus longispiculus Stoss. 1895 spec. inqu. (incertae sedis).
Synonym: *Bothriotaenia longispicula* Ariola 1896.

Litteratur:

1895. M. Stossich, Notizie elmintologiche. In: Boll. Soc. Adriat. Sc. Natur. Trieste. Vol. XVI. 1895. p. 40 (10).

1896. V. Ariola, Sopra alcuni dibotrii etc. In: Atti Soc. Ligust. Sc. Natur. e Geogr. Vol. VII. 1896. p. 13 des Sonderabdr.

1899. M. Lühe, Zur Anatomie und Systematik der Bothriocephaliden. In: Verh. D. Zoolog. Gesellsch. IX. 1899. p. 40.

Bothriocephalus macracanthus Montic. = *Polyonchobothrium polypteri* (Leyd.).
Bothriocephalus microcephalus Rud. = *Ancistrocephalus microcephalus* (Rud.) Montic.
Bothriocephalus palumbi Montic. 1889 spec. inqu. (incertae sedis).
Synonym: *Bothriotaenia palumbi* Ariola 1896.

Litteratur:

1889. Fr. Sav. Monticelli, Elenco degli Elminti raccolti dal Capitano G. Chierchia durante il viaggio di circumnavigazione della R. corvetta »Vettor Pisani«. In: Boll. Soc. Natur. Napoli. Anno III. 1889. p. 67—68.
1896. E. Riggenbach, Bemerkungen über das Gen. Bothriotaenia. In: Centralbl. f. Bakt. und Parasitenkunde. Vol. XX. 1896. p. 223.
1896. V. Ariola, Sopra alcuni dibotrii etc. In: Atti Soc. Ligust. Sc. Natur. e Geogr. Vol. VII. 1896. p. 22 des Sonderabdr.
1899. M. Lühe, Zur Anatomie und Systematik der Bothriocephaliden. In: Verh. D. Zoolog. Gesellsch. IX. 1899. p. 40.

Bothriocephalus plicatus Rud. = *Fistulicola plicatus* (Rud.) Lühe.
Bothriocephalus polypteri (Leyd.) Montic. = *Polyonchobothrium polypteri* (Leyd.) Lühe.
Bothriocephalus proboscideus Rud. = *Abothrium crassum* (Bloch) Lühe.
Bothriocephalus rectangulum (Bloch 1782) Rud. 1810 spec. inqu. (incertae sedis).

Synonym: *Taenia rectangulum* Bloch 1782.
Alyselminthus rectangulum Zed. 1800.
Rhytis rectangulum Zed. 1803.
Dibothrium rectangulum Dies. 1850.
Taenia sagittiformis Schrank 1790.
Bothriocephalus rectangulus Matz 1892.
Bothriotaenia rectangula Riggb. 1896.

Litteratur:

1782. M. E. Bloch, Abhandlung von der Erzeugung der Eingeweidewürmer und den Mitteln wider dieselben. Berlin 1782. p. 11. Taf. I, Fig. 7—8.
1810. C. A. Rudolphi, Entozoorum historia naturalis. Vol. II. P. II. 1810. p. 49—50. (Mit Angabe der älteren Litteratur.)
1850. C. M. Diesing, Systema helminthum. Vol. I. Wien 1850. p. 592. (Mit Angabe der älteren Litteratur.)
1864. —— Revision der Cephalocotyleen. Abthlg. Paramecocotyleen. In: Sitzber. Wien. Akad. Math.-naturw. Klasse. Bd. XLVIII. 1864. p. 240.
1892. Fr. Matz, Beiträge zur Kenntnis der Bothriocephalen. In: Arch. f. Naturgeschichte. LVIII. Jahrg. 1892. Bd. I. p. 117—118. Taf. VIII, Fig. 27 bis 28.
1896. O. Fuhrmann, Beitrag zur Kenntnis der Bothriocephalen. II. In: Centralbl. f. Bakt. und Parasitenkunde. Vol. XIX. 1896. p. 605—608.
1896. E. Riggenbach, Bemerkungen über das Gen. Bothriotaenia. Ibid. Vol. XX. 1896. p. 223 und 228—229.
1896. V. Ariola, Osservazioni sopra alcuni dibotrii dei pesci. In: Atti Soc. Ligust. Sc. Nat. Vol. X. 1899. p. 8—9 des Sonderabdr. Taf. IV, Fig. 6—8.
1899. M. Lühe, Zur Anatomie und Systematik der Bothriocephaliden. In: Verh. D. Zool. Gesellsch. IX. 1899. p. 39.

Bothriocephalus rugosus (Gze.) Rud. = *Abothrium rugosum* (Gze.) Lönnbg.
Bothriocephalus sagittatus F. S. Leuck. = *Ancistrocephalus microcephalus* (Rud.) Montic.
Bothriocephalus suecicus Lönnbg. = *Abothrium crassum* (Bloch) Lühe.
Bothriocephalus truncatus F. S. Leuck. = *Fistulicola plicatus* (Rud.) Lühe.

Bothriotaenia Raill. 1892.

Litteratur:

1892. A. Railliet, Notices parasitologiques. In: Bull. Soc. Zool. France. Vol. XVII. 1892. p. 116.

1894. R. Blanchard, Notices sur les parasites de l'Homme. 3e série. Sur le Krabbea grandis, et remarques sur la classification des Bothriocephalines. In: C. R. Soc. Biol. Paris. 1894.

1896. E. Riggenbach, Bemerkungen über das Genus Bothriotaenia Railliet. In: Centralbl. f. Bakt. und Parasitenkunde. Vol. XX. 1896. p. 222—231.

1896. V. Ariola, Sopra alcuni dibotrii e sulla classificazione del genere Bothriocephalus. In: Atti Soc. Ligust. Sc. Natur. e Geogr. Vol. VII. Fasc. 4. 1896.

1899. M. Lühe, Zur Anatomie und Systematik der Bothriocephaliden. In: Verh. D. Zool. Gesellsch. IX. 1899. p. 40.

1899. —— Beiträge zur Kenntnis der Bothriocephaliden. I. Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen. In: Centralbl. f. Bakt. und Parasitenkunde. Vol. XXVI. 1899. p. 702 f.

NB. Die Gattung umfasst bei Riggenbach alle Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen, mit Ausnahme der *Triaenophorus*-Arten, einiger anderer Arten, welche später Ariola zu *Bothriotaenia* gestellt hat, und endlich des damals noch nicht bekannten *Dibothrium hastatum* Lint. Hier nicht aufgeführte Arten siehe unter *Bothriocephalus*.

Bothriotaenia chilensis Riggb. 1896.

Litteratur:

1896. E. Riggenbach. Bemerkungen etc. (siehe unter *Bothriotaenia*). p. 229—230.
1897. —— *Bothriotaenia chilensis* n. sp. In: Act. Soc. cientif. Chile. Vol. VII. 1897. p. 66—72. 1 Taf.
1899. M. Lühe, Zur Anatomie und Systematik etc. (siehe unter *Bothriotaenia*). p. 41.

Bothriotaenia longicollis (Mol. 1858) Raill. 1892.

Synonym: *Dibothrium longicolle* Molin 1858.
Bothriocephalus longicollis v. Linst. 1878.
Bothriotaenia longicollis Raill. 1892.
Davainea spec. incert. Lühe 1899.

Litteratur:

1858. R. Molin, Prospectus helminthum, quae in prodromo faunae helminthologicae Venetae continentur. In: Sitzber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturw. Klasse. Vol. XXX. 1858. p. 133.
1861. —— Prodromus faunae helminthologicae Venetae. In: Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturw. Klasse. Vol. XIX. 1861. p. 234.
1878. O. v. Linstow, Compendium der Helminthologie. Hannover 1878. p. 123.
1892. A. Railliet, Notices parasitologiques (siehe unter *Bothriotaenia*).

1896. Ch. Ward. Stiles. Tapeworms of Poultry. In: Bulletin No. 12. U. S. Dept. of Agriculture. Bureau of Animal Industry. Washington 1896. p. 26—27.

1899. M. Lühe. Zur Anatomie und Systematik etc. siehe unter *Bothriotaenia*. p. 40.

Dibothrium (Rud. 1819) Dies. 1850. Dieser Gattungsname ist als synonym zu *Bothriocephalus* Rud. 1808—10 anzusehen und wird von Diesing, Molin und Linton auch in demselben Sinne gebraucht wie von anderen Autoren *Bothriocephalus*. Siehe daher die Arten unter letzterem Gattungsnamen. Nur für eine erst neuerdings aufgestellte Art ist der Speciesname bisher noch nicht in Kombination mit *Bothriocephalus* gebraucht worden und ich hatte keine Veranlassung, diese Kombination meinerseits zu bilden, da die betreffende Art in die Gattung *Bothriocephalus* Rud. 1808—10. emend. Lühe 1899 sicher nicht hineingehört. Um die Synonymie der Art nicht unnöthig zu bereichern, lasse ich sie desshalb hier unter ihrem ursprünglichen Namen folgen:

Dibothrium hastatum Lint. 1897 spec. inqu. (incertae sedis).

Litteratur:

1897. Edw. Linton. Notes on cestode parasites of fishes. In: Proc. U. S. Nat. Mus. Vol. XX. 1897. p. 431—433.

1899. M. Lühe, Zur Anatomie und Systematik der Bothriocephaliden. In: Verh. D. Zool. Gesellsch. IX. 1899. p. 40.

Fistulicola Lühe 1899.

Litteratur:

1899. M. Lühe, Zur Anatomie und Systematik der Bothriocephaliden. In: Verh. D. Zool. Gesellsch. IX. 1899. p. 36—37.

1899. —— Beiträge zur Kenntnis der Bothriocephaliden. I. In: Centralbl. für Bakt. und Parasitenkunde. Vol. XXVI. 1899. p. 706—710.

Fistulicola plicatus (Rud. 1819) Lühe 1899.

Synonym: *Bothriocephalus plicatus* Rud. 1819.
Dibothrium plicatum Dies. 1850.
Bothriotaenia plicata Riggb. 1896.
Bothriocephalus truncatus F. S. Leuck. 1819.
? *Echinorhynchus xiphiae* Gmel. 1791.

Litteratur:

1819. C. A. Rudolphi. Entozoorum synopsis. 1819. p. 136 u. 470—472. Taf. III. Fig. 2.

1850. C. M. Diesing. Systema helminthum. Wien 1850. Vol. I. p. 591. (Mit Angabe der älteren Litteratur.)

1854. G. R. Wagener. Die Entwicklung der Cestoden. Breslau und Bonn 1854. (Nov. Act. Nat. Cur. XXIV. Suppl.) p. 71. Taf. VIII, Fig. 94—95.

1869. P. Olsson. Entozoa jaktagna hos Skandinaviska hafsfiskar. II. In: Lunds Univ. Årsskrift. Vol. IV. 1869. p. 11—12.

1891. Edw. Linton. Notes on Entozoa of marine fishes. In: U. S. Fish Commission. Report of the Commissioner for 1887. Washington 1891. p. 746—750. Taf. III, Fig. 1—6.

1891. E. Lönnberg. Mittheilungen über einige Helminthen aus dem Zool. Museum der Universität zu Christiania. In: Verhandl. des biol. Vereins Stockholm. 1891. p. 3—8 des Sonderabdr. Taf. II, Fig. 4—8.

1892. Fr. Matz. Beiträge zur Kenntnis der Bothriocephalen. In: Archiv für Naturgesch. LVIII. Jahrg. 1892. Bd. I. p. 117. Taf. VIII, Fig. 29—30.
1896. V. Ariola. Sulla Bothriotaenia plicata Rud. e sul suo sviluppo. In: Atti d. Soc. Ligust. Sc. Nat. e Geogr. Vol. VII. Fasc. II. 1896 und in: Boll. Mus. Zool. Anat. compar. Genova. No. 47. 11 pag. 2 Fig. im Text.
1896. E. Riggenbach, Bemerkungen über das Gen. Bothriotaenia. In: Centralbl. f. Bakt. und Parasitenkunde. Vol. XX. 1896. p. 223 und 228.
1898. P. Mühling, Helminthenfauna der Wirbelthiere Ostpreußens. In: Archiv f. Naturgesch. LXIV. Jahrg. 1898. Bd. I. p. 36.
1899. M. Lühe, (siehe unter *Fistulicola*).

Leuckartia Moniez 1879 (anscheinend gleich *Abothrium crassum* [Bloch] Lühe).

Litteratur:

1879. R. Moniez. Note préliminaire sur les Bothriocephaliens et sur un type nouveau du groupe des cestodes, les *Leuckartia*. In: Bull. scient. Dept. Nord. (2. série.) 2. Année. 1879. p. 67—79.
1881. —— Mémoires sur les Cestodes. (Trav. de l'Institut Zoologique de Lille et de la Station Maritime di Wimereux. T. III. Fasc. II.) Paris 1881. p. 62—80. Taf. II, Fig. 69—70, Taf. III, Fig. 8—12, Taf. IV, Fig. 1—4, Taf. V, Fig. 1—2, Taf. VI, Fig. 5—6.
1899. V. Ariola. Il Gen. Scyphocephalus Riggb. e proposta di nuova classificazione dei Cestodi. In: Atti Soc. Ligust. Sc. Nat. e Geogr. Vol. X. 1899. p. 10 des Sonderabdr. (Fam. *Leuckartidae*.

Polyonchobothrium Dies. (1854) 1864.

Litteratur:

1854. C. M. Diesing. Über eine naturgemäße Vertheilung der Cephalocotyleen. In: Sitzber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. XIII. 1854. p. 586.
1864. —— Revis. der Cephalocotyleen. Abth. Paramecocotyleen. Ibid. Bd. XLVIII. 1864. p. 262 f.

Typische Art:

Polyonchobothrium polypteri (Leyd. 1853) Lühe 1900.

Synonym: *Tetrabothrium polypteri* Leyd. 1853.
Bothriocephalus polypteri Montic. 1890.
Anchistrocephalus polypteri Montic. 1890.
Onchobothrium (*Polyonchobothrium*) *septicolle* Dies. 1854.
Polyonchobothrium septicolle Dies. 1864.
Anchistrocephalus macracanthus Montic. 1890.
»*Bothriocephalus macracanthus* Montic.« Riggb. 1896.

Litteratur:

1853. Leydig. Ein neuer Bandwurm aus Polypterus bichir. In: Arch. f. Naturgeschichte. 19. Jahrg. 1853. Bd. I. p. 219—222. Taf. XI, Fig. 1—5.
1854 u. 1864. C. M. Diesing (siehe unter dem Gattungsnamen *Polyonchobothrium*).
1890. Fr. Sav. Monticelli. Note elmintologiche. II. Intorno ad un Cestode del *Polypterus bichir*. In: Boll. Soc. Naturalist Napoli. Anno IV. Fasc. II. p. 199—202.
1896. E. Riggenbach. Bemerkungen über das Genus *Bothriotaenia* Railliet. In: Centralbl. f. Bakt. und Parasitenkunde. Vol. XX. 1896. p. 223.

Triaenophorus Rud. 1793.

Synonym: *Tricuspidaria* Rud. 1793.

Litteratur:

1793. C. A. Rudolphi, Observationes circa Vermes intestinales. Diss. Fasc. I. Gryphiswald. 1793. p. 43—44.

1810. —— Entozoorum historia naturalis. Vol. II. Pars II. p. 32—37.

1899. M. Lühe, Zur Anatomie und Systematik der Bothriocephaliden. In: Verh. D. Zool. Gesellsch. IX. 1899. p. 32—34 und p. 37—38.

Triaenophorus anguillae Lönnbg.

Litteratur:

1889. E. Lönnberg, Bidrag till kännedomen om i Sverige förekommande Cestoder. In: Bihang Svenska Vet. Akad. Handl. Vol. XIV. Afd. 4. No. 9. p. 41f. des Sonderabdr.

1899. M. Lühe, Zur Anatomie und Systematik der Bothriocephaliden (siehe unter *Triaenophorus*). p. 31, Anm. 4 und p. 34.

Triaenophorus nodulosus (Pall. 1781) Rud. 1793.

Die umfangreiche Synonymie siehe bei Diesing (1850), eben so die ältere hier nicht mit aufgeführte Litteratur.

Litteratur:

1850. C. M. Diesing, Systema helminthum. Vol. I. Wien 1850. p. 604—605. (Mit ausführlichem Litteraturverzeichnis.)

1864. —— Revision der Cephalocotyleen. Abthlg. Paramecocotyleen. In: Sitzber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. XLVIII. p. 246—248. (Mit Verzeichnis der Litteratur seit 1850.)

1870. R. v. Willemoes-Suhm, Helminthologische Notizen. II. Die Entwicklungsgeschichte von Ligula und Triaenophorus. In: Diese Zeitschr. Bd. XX. 1870. p. 94—96. Taf. X, Fig. 2—4.

1877. F. Steudener, Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden. In: Abh. der naturforsch. Gesellsch. zu Halle. Bd. XIII. Halle 1877. p. 302 304. Taf. XXVIII, Fig. 4, 15, 17 und Taf. XXXI, Fig. 8.

1877. N. Zograff, Гелминтологическія замѣтки. Ассистента Н. Зографа. 1 Строеніе Triaenophorus nodulosus Rud. In: Извѣстія Императорскаго Общества Любителей Естествознанія. Т. XXIII. Вып 2. Москва 1877. p. 5—20. Taf. I—IV. (Die mich interessirende Stelle hat mir Herr Dr. L. Cohn gütigst übersetzt.)

1884. F. Zschokke, Recherches sur l'organisation et la distribution zoologique des vers parasites des poissons d'eau douce. In: Arch. d. Biol. T. V. 1884. p. 181—187. Taf. IX, Fig. 4—7.

1886. H. Schauinsland, Die embryonale Entwicklung der Bothriocephalen. In: Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XIX. (N. F. XII.) p. 546—550. Taf. VIII. Fig. 7—19.

1888. F. Schmidt, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Geschlechtsorgane einiger Cestoden. In: Diese Zeitschr. Bd. XLVI. p. 155—187. 2 Taf.

1890. N. J. Sograff, Zur Frage über die Existenz ektodermatischer Hüllen bei erwachsenen Cestoden. In: Biol. Centralbl. Bd. X. p. 422.

1892. —— Les cestodes offrent-ils des tissus d'origine ectodermique? In: Arch. Zool. expér. et gén. 2e sér. T. X. p. 331—344. Taf. XIII, Fig. 2, 4—9.

1898. H. Sabussow, Zur Histologie der Geschlechtsorgane von *Triaenophorus nodulosus* Rud. In: Biol. Centralbl. Bd. XVIII. 1898. p. 183—188. 3 Fig. im Text.

1899. M. Lühe. Beiträge zur Kenntnis der Bothriocephaliden. I. In: Centralbl. f. Bakt. und Parasitenkunde. Bd. XXVI. 1899. p. 712—714.

Triaenophorus robustus Olss. 1893.

Litteratur:

1893. P. Olsson. Bidrag till Skandinaviens Helminthfauna. II. (K. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. XXV. Nr. 12. Stockholm 1893.) p. 20 f.

1899. M. Lühe. Zur Anatomie und Systematik etc. (siehe unter *Triaenophorus*). p. 33 f.

Erklärung der Abbildungen.

In allen Abbildungen bedeutet:

ag, Genitalatrium;
bg, Befruchtungsgang;
c, Cirrus;
cb, Cirrusbeutel;
de, Ductus ejaculatorius;
dg, Dottergang;
dr, Dotterreservoir;
ds, Dotterstocksfollikel;
ex, Exkretionsgefäß;
h, Hoden;
ml, Längsmuskeln;
mle, äußere Längsmuskeln;
mli, innere Längsmuskeln;
ms, Sagittalmuskeln;
mtr, Transversalmuskeln;
mtre, äußere Transversalmuskeln;
mtri, innere Transversalmuskeln;
n, Hauptlängsstrang des Nervensystemes;
od, Oviduct (Keimgang);
ov, Keimstock;
sch, Schalendrüse;
so, Schluckapparat;
sv, Sphincter vaginae;
ut, Uterus;
utg, Uteringang;
uth, Uterushöhle;
utm, Mündung des Uterus;
v, Vagina;
vd, Vas deferens;
vs, Vesicula seminalis.

Tafel IV.

Fig. 1. Schnitt durch eine reife Gliedstrecke von *Fistulicola plicatus* (Rud.). Vergr. 25:1.

Da der Schnitt nicht ganz genau quer gegangen ist, so sind mehrere Proglottiden angeschnitten; doch ist dies zur Veranschaulichung der Lage der Dotterstocksfollikel nur von Vortheil. Die Lage von Keimstock und Schalendrüse sowie der Verlauf der Vagina und des Endabschnittes des Vas deferens sind nach den benachbarten Schnitten eingetragen. Am Keimstock bezeichnet der dunkler gezeichnete Theil den ungefähren Umriss auf dem Querschnitt, welcher den Schluckapparat, bez. den Oviduct getroffen hat, der heller gezeichnete dagegen den Theil des Keimstockes, welcher in Gestalt eines in longitudinaler Richtung stark abgeflachten Lappens vor dem Oviduct liegt (vgl. Taf. VI, Fig. 20 *ov*). Die mit *vd*„ bezeichnete punktirte Linie bezeichnet den ungefähren Umriss des in dem dargestellten Schnitt nicht selbst getroffenen, von dem proximalen Theil des Vas deferens gebildeten Knäuels. Im Übrigen bedeuten:

c_I, tangential angeschnittener Cirrus
utm_I, Uterusmündung } einer vorhergehenden Proglottis;
vd_I, Theil des Vas deferens

ex, die Schnitte durch die beiden dickwandigen Längsgefäße, welche ich im Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenkunde Bd. XXVI, 1899, p. 709 erwähnt habe (vgl. hierzu auch meine vorläufigen Mittheilungen über das Wassergefäßsystem von *Bothrimonus fallax* m., ebendort, Bd. XXVII, 1900, p. 257 f.).

Fig. 2. Querschnitt durch *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) mit rekonstruirten Genitalorganen. Vergr. 74 : 1.

ut_1, proximaler, kanalförmiger Theil des Uterus (= Uteringang?);
ut_2, den distalen Endabschnitt des Uterus bildender Hohlraum (= Uterushöhle?);
vd_1, proximaler, knäuelbildender Theil des Vas deferens, nicht rekonstruirt, sondern nur nach einem einzigen Schnitt gezeichnet;
vd_2, distaler, dickwandiger Theil des Vas deferens.

Fig. 3. Querschnitt durch eine reife Proglottis von *Abothrium fragile* (Rud.) mit rekonstruirten Genitalorganen. Vergr. 74 : 1.

vd_1, Umriss des von den Schlingen des Vas deferens eingenommenen Raumes.

Tafel V.

Fig. 4—10 und 12—14 *Ancistrocephalus imbricatus* (Dies.), Fig. 11 *Ancistrocephalus microcephalus* (Rud.).

Fig. 4. Etwas schräg gegangener Schnitt durch eine reife Proglottis von *Ancistrocephalus imbricatus*, welcher sowohl die randständige Genitalöffnung, wie auch die (weiter vorn gelegene) ventrale Uterusmündung getroffen hat. Vergr. 37 : 1.

Fig. 5. Theil eines anderen, etwas weiter nach hinten gelegenen Schnittes durch dieselbe Proglottis, stärker vergrößert. Vergr. 87 : 1.

Fig. 6. Theil eines Querschnittes durch eine andere reife Proglottis von *Ancistrocephalus imbricatus*, in der Nähe der Proglottidengrenze. Vergr. 87 : 1.

Fig. 7. Theil eines anderen, weiter nach hinten gelegenen Schnittes aus derselben Serie wie Fig. 6, in welchem der Keimstock ungefähr in seiner größten Ausdehnung getroffen ist. Vergr. 87 : 1.

Fig. 8. Theil eines dritten, noch etwas weiter nach hinten gelegenen Schnittes aus derselben Serie wie Fig. 6 und 7, mit Schalendrüse und Dotterreservoir. Vergr. 87 : 1.

Fig. 9. Theil eines Sagittalschnittes durch zwei auf einander folgende reife Proglottiden von *Ancistrocephalus imbricatus*, in welchem ein Seitenflügel des Keimstockes ungefähr in seiner größten Ausdehnung getroffen ist. Verg. 127 : 1.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch eine reife Proglottis von *Ancistrocephalus imbricatus* in der Nähe des die Genitalöffnung tragenden Seitenrandes. Vergr. 37 : 1.

Fig. 11. Theil eines Sagittalschnittes durch noch unreife Proglottiden von *Ancistrocephalus microcephalus*, zur Veranschaulichung der Muskulatur. Nach einem Präparat von Matz. Vergr. 37 : 1.

Fig. 12. Theil eines Sagittalschnittes durch eine reife Proglottis von *Ancistrocephalus imbricatus* mit dem atriumähnlich erweiterten Endabschnitt des Uterus. Vergr. 87 : 1.

Fig. 13. Schnitte durch den atriumähnlich erweiterten Endabschnitt des Uterus von *Ancistrocephalus imbricatus*:

a, in der Nähe der äußeren Mündung,

b, durch die am stärksten erweiterte Stelle,

c, noch weiter nach innen, in der Nähe der Einmündung des kanalförmigen Hauptabschnittes des Uterus.

Aus einer Flächenschnittserie durch eine reife Proglottis. Vergr. 87 : 1.

Fig. 14. Scolex von *Ancistrocephalus imbricatus*. Vergr. 37 : 1.

Tafel VI.

Sämmtliche Abbildungen (Fig. 15—22) von *Fistulicola plicatus* Rud.

Fig. 15. Junges Uterinei, mit Eizelle und Dotterzellen. Vergr. 425 : 1.

Fig. 16. Fast reifes Uterinei, mit der aus zahlreichen Zellen aufgebauten und von dem stark vacuolisirten Mantel umschlossenen Oncosphäre. Vergr. 425 : 1.

Fig. 17. Medianer Sagittalschnitt durch eine reife Proglottis. Vergr. 37 : 1.

Fig. 18. Sagittalschnitt durch zwei reife Proglottiden, in deren einer die Uterusmündung getroffen ist, während dieselbe in der anderen dem entgegengesetzten Gliedrande genähert ist. Vergr. 37 : 1.

Fig. 19. Sagittalschnitt durch den freien Gliedrand einer Proglottis, mit Sphincter vaginae und Querschnitt des Cirrusbeutels. Vergr. 37 : 1.

Fig. 20. Theil eines Sagittalschnittes durch eine reife Proglottis (in der Nähe der Medianlinie und durch den Schluckapparat des Keimstockes). Vergr. 74 : 1.

Fig. 21. Theil eines Querschnittes durch eine reife Proglottis mit Längsschnitt des Cirrusbeutels. Vergr. 74 : 1.

msc, subcuticulare Muskulatur.

Fig. 22. Theil eines Querschnittes durch eine reife Proglottis mit Endabschnitt des Uterus. Vergr. 195 : 1.

m_1 und m_2, Muskulatur des Endabschnittes des Uterus;

sc, Kerne der Subcuticularzellen.

Tafel VII.

Fig. 23—27. Rekonstruktionen der weiblichen Genitalleitungswege bei verschiedenen Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen. Sämmtlich nach Querschnittserien.

Fig. 23. *Triaenophorus nodulosus* (Pall.). Vergr. 320 : 1.

Fig. 24. Dessgl. (nach einer anderen Schnittserie). Vergr. 320 : 1.

In beiden Figuren bezeichnet *dg*, die beiden paarigen Dottergänge, welche sich zu dem unpaaren Dottergange vereinigen.

Fig. 25. *Abothrium fragile* (Rud.). Vergr. 320 : 1.

Fig. 26. *Abothrium rugosum* (Gze.). Vergr. 320 : 1. (Der Schluckapparat ist nicht mit gezeichnet.)

Fig. 27. *Fistulicola plicatus* (Rud.). Vergr. 150 : 1. In Folge eines bedauerlichen Versehens sind in Fig. 27 die Bezeichnungen *dg* und *utg* mit einander vertauscht worden. Der unpaare Dottergang verläuft zwischen Oviduct bez. Befruchtungsgang einerseits und Anfang des Uterus andererseits (vgl. Taf. VI, Fig. 20, wo dieses Lageverhältnis richtig dargestellt ist). Entsprechend ist dann natürlich auch die Darstellung der Schalendrüsen nicht richtig. Dieselben mün-

den in den mit *dg* bezeichneten Kanal, und zwar ungefähr an der Stelle, wo derselbe von der Vagina überkreuzt wird.

Fig. 28—31. Längsschnitte durch den Cirrusbeutel verschiedener Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen.

Fig. 28. *Triaenophorus nodulosus* (Pall.). Vergr. 150 : 1.

Fig. 29. *Abothrium fragile* (Rud.). Vergr. 215 : 1.

A. Theil eines anderen Schnittes durch denselben Cirrusbeutel mit dem proximalen Abschnitt der Vesicula seminalis.

Fig. 30. *Abothrium rugosum* (Gze.). Vergr. 215 : 1.

Fig. 31. *Ancistrocephalus imbricatus* (Dies.). Vergr. 102 : 1.

Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von Hydrophilus.

Von

Paul Deegener

(Berlin).

Mit Tafel VIII—X.

Einleitung.

Seit SAVIGNY (1816) die Morphologie der Gliedmaßen bei den Arthropoden festgestellt hatte, wurde an seiner Auffassung der Mundgliedmaßen, wenigstens bei den Insekten mit kauenden Mundtheilen, im Allgemeinen bis heute festgehalten, zumal die neuere embryologische Forschung zu einem Resultat gelangte, das mit den Angaben des genannten Forschers sehr wohl übereinstimmt. Es ist eine der schönsten Errungenschaften der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte, die mannigfachen Formen der Organe zur Nahrungsaufnahme, die gerade innerhalb der Insekten eine so weitgehende Verschiedenheit aufweisen, auf eine gemeinsame Grundform zurückgeführt zu haben. Diese Homologie der Mundwerkzeuge wird nun in einer neueren Abhandlung von MEINERT (97) in Abrede gestellt. Er ist der Ansicht, dass die Orthopteren einerseits und die Coleopteren, Neuropteren, Hymenopteren und Lepidopteren andererseits sich hinsichtlich ihres Mundbaues ganz verschieden verhalten, dass nämlich bei letzteren das erste Metamer mit seinen Appendices sich weiter entwickelt, und das vierte Metamer mit seinem Gliedmaßenpaar verschwindet, bei den Orthopteren dagegen das vorderste Metamer stets zurückbleibt in der Entwicklung und nur selten Appendices hervorbringt, während das vierte Metamer seine frühzeitig begonnene Entwicklung bis zu Ende fortsetzt. MEINERT (97) leugnet somit die Homologie des Labiums der Orthopteren mit dem der ge-

nannten vier Ordnungen und setzt sich damit in Widerspruch mit allen in der Litteratur bisher niedergelegten Angaben. Thatsächlich scheint aber Meinert (97) seinen Untersuchungen selbst nicht das größte Vertrauen entgegen zu bringen; denn er betont ausdrücklich wiederholt, wie wünschenswerth weitere genaue Studien auf diesem Gebiet seien. Zu welchem Resultat meine Nachprüfung der Meinertschen Befunde geführt hat, ergiebt sich aus dem ersten Theil der vorliegenden Arbeit.

Der zweite Theil beschäftigt sich mit der embryonalen und postembryonalen Entwicklung des Darmkanals von Hydrophilus. Es sind wohl nur wenige Insekten so eingehend studirt worden, wie das vorliegende Objekt, und es könnte daher gewagt erscheinen, den schon vorhandenen Arbeiten noch eine hinzufügen zu wollen. Aber es ist zu bedenken, dass manche Punkte immer noch nicht klargestellt sind, und für die postembryonale Entwicklung des Hydrophilus überhaupt erst fragmentarische Angaben vorliegen. Zunächst würde die Frage nach dem Ursprung des Mitteldarmepithels zu beantworten sein, d. h. die Untersuchung hat festzustellen, ob dieses ein Derivat der Dotterzellen, des Mesoderms oder Ektoderms sei, da eine Einigung in dieser Frage trotz zahlreicher Forschungen an verschiedenen Insekten noch nicht erzielt worden ist. Vielmehr hat jede der angeführten Entstehungsarten eine größere Zahl von Vertheidigern gefunden, und bevor diese Frage endgültig entschieden werden kann, bedarf es einmal der genauen Nachprüfung der vorliegenden Arbeiten und andererseits neuer Forschungen, die sich auf alle Insektenordnungen erstrecken. Allerdings lässt sich schon jetzt mit einiger Sicherheit voraussehen, wie das endliche Resultat lauten wird, das Heymons (95) dem Inhalt nach zuerst dahin präcisirte, dass bei allen pterygoten Insekten das gesammte Mitteldarmepithel ektodermalen Ursprungs ist. In der That wurde die Gültigkeit dieses Satzes durch einige Arbeiten der neuesten Zeit für eine größere Anzahl von Insekten bereits bestätigt.

Ferner wird die Entwicklung des Darmes bei der Larve und Puppe bis zu seiner Gestalt bei dem jungen Käfer zu besprechen sein. Ich will aber gleich hier bemerken, dass der Zustand des Mitteldarmes während der Häutung nicht berücksichtigt wurde, da mein Material zu einer erschöpfenden Darstellung dieser Verhältnisse nicht ausreichte.

Material und Methoden der Konservirung.

Mein Material bestand für die embryologischen Untersuchungen in Eiern von Hydrophilus und Dytiscus. Was erstere betrifft, so könnte ich nur das wiederholen, was HEIDER (89) schon ausführlich berichtet hat, und ich verweise daher auf diesen Forscher.

Die Eier von Dytiscus gleichen in Form, Farbe und Größe den Hydrophiluseiern sehr. Die Art der Ablage ist indessen ganz anders, da das Weibchen die Eier einfach fallen lässt. Sie sinken auf den Grund, wo sie sich in einem Zeitraum, der zwischen 20 und 25 Tagen, je nach den Temperaturverhältnissen, schwankt, entwickeln. Weniger als 20 Tage beträgt die Dauer der Entwicklung, so weit meine Beobachtungen reichen, niemals. Das Weibchen beginnt schon im März mit der Eiablage, die im April ihren numerischen Höhepunkt erreicht, um in den letzten Tagen des Mai allmählich aufzuhören. Einige Thiere producirten noch den Juni hindurch vereinzelte Eier. Die Zahl der während der Nacht gelegten Eier beträgt nach Beobachtungen an isolirten Weibchen, sowie nach ungefährer Schätzung bei reichlicher Fleischnahrung fünf bis acht, während des Tages jedoch nur ein, höchstens drei Stück. Da die Thiere auch bei reichlichster Fütterung die eben gelegten Eier häufig sogleich verzehren, schützte ich diese durch ein nahe dem Grunde des Gefäßes angebrachtes weitmaschiges Drahtnetz, durch das sie hindurchfielen, ohne von den Käfern erreicht werden zu können. Eine weit größere Schwierigkeit ergab sich dadurch, dass ein ungeheurer Procentsatz der Eier durch Pilze vernichtet wurde. Trotz der verschiedensten Versuche, wie Aufbewahren in fließendem Wasser, auf sterilisirtem Grund, im Freien unter den natürlichsten Bedingungen und dergl. mehr, die in verschiedenster Weise kombinirt wurden, gelang es nur sehr unvollkommen, einen günstigeren Procentsatz an brauchbaren Eiern zu erzielen. Am geeignetsten erwies sich als Unterlage sterilisirter feiner Sand, auf den in verschiedenen Gefäßen eine geringe Anzahl frisch gelegter Eier gebracht wurde, nachdem frisches reines Wasser von derselben Temperatur, der die Eier beim Verlassen des mütterlichen Körpers ausgesetzt waren, eingefüllt wurde. Die Pflanzen entnahm ich einem Aquarium und spülte sie längere Zeit in reinem (Leitungs-)Wasser, bevor ich sie in die Brutgefäße legte. Das Wasser wurde täglich durch frisches von genau gleicher Temperatur ersetzt, und die verdorbenen Eier mittels Stechhebers sorgfältig entfernt. Die Eier standen in einem hellen warmen Raum der Sonne ausgesetzt.

Während die Versuche im Freien wider alles Erwarten durchaus fehlschlugen, ergab die beschriebene Methode vor allen sonst noch angewendeten das günstigste, wenn auch keineswegs ein vollbefriedigendes Resultat.

Zur Konservirung erwies sich für die jungen Stadien besonders günstig Chromsäure (0,5 %) und Pikrinschwefelsäure. Dabei ist es gleichgültig, ob die Eier zuvor in auf 80—90° erwärmtem Wasser abgetödtet oder sofort in die Konservirungsflüssigkeit von derselben Temperatur gebracht wurden. Nachdem sie in der heißen Flüssigkeit 2—3 Minuten belassen waren, wurden sie in die kalte Fixirungsflüssigkeit übergeführt und nach 12 Stunden deren Einwirkung ausgesetzt, dann in Wasser (Chromsäure) bezw. 63 %igem Alkohol (Pikrinschwefelsäure) längere Zeit (2—6 Stunden) ausgewaschen und in 93 %igem Alkohol aufbewahrt. Vorzügliche Bilder von jugendlichen Stadien erhielt ich auch durch Anwendung von schwach (bis zu 30°) erwärmtem 93 %igem Alkohol. Doch gilt dies nur für Hydrophilus. Für die älteren Eier ergab Quecksilberchlorid in gesättigter wässeriger Lösung, auf 80—90° erwärmt, mit 2—3 Minuten währender Einwirkung, sowie kalt angewendete gesättigte Lösung von Quecksilberchlorid in 63 %igem Alkohol die brauchbarsten Präparate. Auch hier wurde das Material 6—12 Stunden in der Fixirungsflüssigkeit gelassen und mit Jod in 63 %igem Alkohol ausgewaschen. Die sonst noch üblichen Konservirungsmethoden hatten geringere oder ganz unbefriedigende Erfolge. Ob die Eier vor der Konservirung nach dem Abtödten angestochen oder geschält wurden, oder dies zeitraubende Verfahren nicht in Anwendung kam, blieb ohne Einfluss auf den Konservirungszustand. Dagegen gelingt eine Totalfärbung nur an geschältem Material.

Für die Larven und Puppen von Hydrophilus benutzte ich mit bestem Erfolg eine gesättigte Lösung von Quecksilberchlorid in 63 %igem Alkohol, die vor dem Gebrauch auf über 52° erwärmt wurde. Hierdurch wird die den Darm umgebende Körperflüssigkeit zum Gerinnen gebracht, was für die Präparation des Darmes, sowie für die Erhaltung der zarten umgebenden Gewebe von großer Bedeutung ist. Nach dem Abtödten wurden Larven und Puppen an einer beliebigen Stelle vorsichtig angeschnitten und 24 Stunden unter mehrfacher Erneuerung der Flüssigkeit deren Einwirkung ausgesetzt, um ihr vollständiges Eindringen in alle Theile der relativ großen Objekte zu sichern. Nach 24stündigem Auswaschen in 63 %igem Alkohol mit Jod wurde der Darm möglichst mit allen umgebenden

Theilen herausgelöst. Die Schnitte wurden mit Alaunkarmin, Boraxkarmin und Hämatoxylin gefärbt. Für die Totalpräparate zum Studium der Mundwerkzeuge wurde Alaunkarmin benutzt. Die Aufhellung geschah durch Nelkenöl.

Entwicklung der Mundwerkzeuge.

Die Kopfgliedmaßen des Hydrophilus stellen in ihren ersten Anlagen, die schon auf einem relativ frühen Entwicklungsstadium erscheinen, vier kleine Höcker jederseits der ventralen Medianlinie dar, die Anfangs kaum irgend welche Verschiedenheit erkennen lassen. Bald aber ist die Entwicklung so weit vorgeschritten, dass der Unterschied zwischen den einzelnen Gliedmaßen augenfällig genug wird, um eine schon durch ihre wechselseitige Lage in zwei Längsreihen ausgeschlossene Verwechselung während der ganzen Folge der Entwicklung unmöglich zu machen. Auf diesem frühen Stadium liegen die Antennen (Fig. 1 *a*) mit ihrer Basis noch deutlich hinter der kreisförmigen Mundöffnung (Fig. 1 *o*), die von dem vorderen Pol des embryonalen Körpers, an dem sie später ihre definitive Stellung erhält, noch ziemlich weit entfernt ist. Die Antennenanlage ist hier einfach und eine Differenzirung in mehrere Glieder noch nicht durchgeführt, wenn auch durch den Unterschied in der Ausbildung der distalen schmalen und proximalen breiten Hälfte schon angedeutet. Was die ursprüngliche Lage der Antennen hinter der Mundöffnung betrifft, so ist sie nicht gleich richtig erkannt worden. KOWALEWSKY (71) verlegt ihren Ursprung vor den Mund, wogegen GRABER (90) Einspruch erhebt unter Hinweis auf die Befunde PATTEN's (88) an Acilius. HEIDER (89) giebt, freilich nicht ganz in Übereinstimmung mit seinen Figuren, auf denen die Antennenanlagen neben dem Munde dargestellt sind, an, dass die Fühler hinter dem Munde stehen. Unter, d. h. analwärts von den Antennen und gleich diesen schräg nach hinten und der Medianlinie konvergirend, liegen die Mandibeln (Fig. 1 *md*), an denen ein kleinerer vorderer und ein größerer hinterer Lappen unterschieden werden kann. Während ersterer schwach zugespitzt ist, erscheint der größere gerundet. Das auf die Mandibeln folgende erste Maxillenpaar (Fig. 1 mx_1) zeigt drei deutliche Lappen, von denen die beiden vorderen bei nahezu gleicher Größe schräg nach hinten und der Mittellinie weisen, während der dritte, aus dem, wie wir später sehen werden, die Maxillartaster hervorgehen, schräg nach hinten und außen liegt. Wenn HEIDER (89)

angiebt, dass die zweiten Maxillen (Fig. 1 mx_2) das Bild des ersten Paares en miniature wiederholen, so entspricht dies, genau genommen, den Thatsachen nicht völlig, da schon jetzt die verschiedene Entwicklungsrichtung angedeutet ist, die beide Maxillenpaare einschlagen. Einmal ist schon die Richtung zur Längsachse bei dem zweiten Maxillenpaar eine andere, wie bei dem ersten, indem beide Extremitätenanlagen fast gleichlaufend und nur schwach medianwärts konvergirend erscheinen; ferner liegt ihr Insertionspunkt in gleicher Linie mit den vorderen distalen Zipfeln der ersten Maxille, so dass sie also im Ganzen von vorn herein der Mittellinie schon näher gerückt sind, womit ihre spätere Verschmelzung in der Medianlinie zur Bildung des Labiums bereits angedeutet ist; endlich finden wir an der Anlage der zweiten Maxille nur zwei Zipfel, die sich mit solchen der ersten Maxille homologisiren lassen; denn der lange distale Zipfel der zweiten Maxille entspricht nicht, wie man zunächst glauben könnte, dem mittleren, sondern dem hintersten nach außen gerichteten Lappen der ersten Maxille, aus dem der Palpus maxillaris hervorgeht. Dementsprechend liefert das distale Glied der zweiten Maxille den Palpus labialis. Somit würde der kleine der Mitte zugekehrte Lappen der zweiten Maxille den beiden vorderen Lappen der ersten Maxille entsprechen. Wir sehen also schon auf diesem frühen Stadium das zweite Maxillenpaar hinter dem ersten in der Entwicklung zurückbleiben, indem dieser innere Lappen einfach bleibt.

Die Antennen, Mandibeln und ersten Maxillen stehen auf diesem Stadium noch etwa in der Mitte zwischen der Mittellinie und den Seitenrändern des Embryos, eine Stellung, die sich mit fortschreitender Entwicklung nach zwei Richtungen hin erheblich ändert.

Was die schon von Heider beschriebene erste Anlage der Oberlippe (Fig. 1 *cl* + *lr*) betrifft, so besteht diese in einer unpaaren Verdickung, die, am vorderen Pol des Embryos gelegen, von der vor ihr befindlichen Anlage des Clypeus durch eine schwache Furche getrennt ist. Der wiederholte Versuch, auch die Oberlippe gleich dem Labium aus zwei ursprünglich getrennten und später verschmolzenen Gliedmaßen abzuleiten, wie er neuerdings von Giardina (99) auf Grund von Untersuchungen an Mantis religiosa gemacht wurde, kann in dem vorliegenden Objekt weder eine Stütze, noch auch eine genügende Widerlegung finden; denn da die Anlage des Labrums von vorn herein unpaar ist, fällt die Hauptvoraussetzung von selbst fort, während diese unpaare Anlage andererseits eben so gut als ein primäres, wie als ein sekundäres Verhalten angesehen werden könnte,

je nach dem Standpunkt, auf den man sich zu dieser Frage stellt.

An einem fünf Stunden älteren Embryo (Fig. 2) ist die Art und Weise der Ortsveränderung, welche die Extremitäten des Kopfes erfahren, klar ersichtlich. Die Antennen (*a*) sind einerseits bedeutend nach vorn gerückt, so dass sie jetzt mit ihrer Basis vor der Mundöffnung liegen, die hier im Übergang von der runden zu der Form eines quergestellten Schlitzes semmelförmig erscheint, und haben sich andererseits dem Seitenrand des Kopfes stark genähert. Zugleich sind die Anfänge einer Gliederung in zwei Theile deutlich zu erkennen. Die Mandibeln haben dieselbe Bewegung nach vorn und nach der Seite ausgeführt, wenn auch nicht in demselben Maß, wie die Antennen. Bei der Beurtheilung dieses Stellungswechsels kann natürlich nur die Lage ihrer Insertion in Betracht kommen. Während diese dem Seitenrand hier mehr genähert erscheint, wie in dem früheren Stadium, sind die distalen Enden durch einen geringeren Zwischenraum medianwärts getrennt, wie es früher der Fall war. Dies hat einmal seinen Grund in dem Wachsthum der Mandibeln und ferner darin, dass sie sich der Querachse des Körpers parallel zu stellen begonnen haben. Statt der beiden Lappen sehen wir jetzt deren drei ausgebildet, da sich der vordere in zwei gespalten hat. Der hintere, der die beiden anderen um mehr als das Doppelte an Länge überragt, geht diesen von nun an im Wachsthum sehr bedeutend voraus und liefert das kräftige, sichelförmig gebogene distale Ende der fertigen Mandibel.

Vergleichen wir die beiden Maxillenpaare, so finden wir den Unterschied in der Ausbildung hier schon sehr augenfällig geworden. An der ersten Maxille sehen wir bereits alle Theile des ausgebildeten Kiefernpaares angelegt. Der basale Theil entspricht der späteren Cardo + Stipes, der distale vordere Lappen dem später als selbständiges Glied verloren gehenden Lobus internus. Schräg nach unten und außen gerichtet liegt der dreigliederige Palpus maxillaris, und nach innen und hinten weisend jener mittlere Lappen, der als Anlage des Lobus externus gedeutet werden dürfte, sich aber als solcher bei Hydrophilus nicht erhält, wie später gezeigt werden wird. Die zweiten Maxillen haben außer der angelegten Zweitheilung der Taster und einer geringen Größenzunahme keine nennenswerthen Veränderungen erlitten. Bemerkenswerth ist der Umstand, dass sie neben der Bewegung nach vorn auch die nach dem Seitenrand mitgemacht haben, während sie doch im Lauf der Entwicklung in der Median-

linie mit einander verwachsen. Man gewinnt hierdurch den Eindruck, als folgten sie damit noch der primären Tendenz gemäß ihrer ursprünglichen Bestimmung als Kiefern, während erst sekundär die Tendenz zur Vereinigung in der Mittellinie in Kraft tritt. Da vorläufig eine weitere Differenzirung des proximalen Gliedes der zweiten Maxillen nicht stattfindet, so lässt sich die Homologie mit den ersten Maxillen nur so weit feststellen, dass sich einerseits die Taster entsprechen, während andererseits das proximale Ende der zweiten Maxille der ganzen ersten Maxille mit Hinweglassung des Palpus maxillaris gleichwerthig ist.

Vergleichen wir das eben beschriebene Stadium mit einem wenige Stunden älteren (Fig. 3), so fallen die Veränderungen an den zweiten Maxillen am meisten ins Auge. Der äußere Lappen des proximalen Stückes der zweiten Maxille hat sich erheblich vergrößert, während der innere nicht im Wachsthum zugenommen hat. Durch dieses zeitweise Stehenbleiben im Wachsthum ist jedoch keineswegs ein gänzlicher Schwund eingeleitet. Vielmehr legen sich bei der Verschmelzung der zweiten Maxillen beide Läppchen an einander und ihr Verschmelzungsprodukt liefert diejenige distale Partie des Labiums, durch welche die Basen der Labialtaster breit getrennt sind. Aus ihr geht später ein medianes Zäpfchen hervor, auf das ich an anderer Stelle noch zurückkommen werde. Die Taster der zweiten Maxillen haben sich gegen das frühere Stadium nicht erheblich geändert.

Wir sehen jetzt schon die zweiten Maxillen, während sie in der Bewegungsrichtung nach vorn den übrigen Mundtheilen folgen, eine zweite, jenen entgegengesetzte Bewegung ausführen; denn während Mandibeln und erste Maxillen fortfahren, nach vorn und seitwärts zu rücken, wandern die zweiten Maxillen einander in der Richtung nach der Mittellinie entgegen.

Neben dem erwähnten Ortswechsel, durch den die Mandibeln den Seitenrand des Embryos schon fast erreicht haben, lassen sich an den Mandibeln und ersten Maxillen nur Wachsthumserscheinungen konstatiren. Der schon auf dem vorhergehenden Stadium dreigliederige Maxillartaster ist aus der gedrungenen in eine schlankere Form übergegangen und liegt mit seiner distalen Spitze auf der gleichen Querebene mit dem ersten Glied der Labialtaster. Zugleich hebt er sich schärfer von dem Basalstück ab, als es bisher der Fall war.

An den Mandibeln, die mit ihrem vorderen Lappen der nunmehr mondsichelförmigen Mundöffnung schon sehr nahe gerückt sind, und

deren Stellung jetzt fast der Querachse des embryonalen Körpers entspricht, hat sich der hintere Lappen stark vergrößert. Die Antennen haben den Vorderrand erreicht.

Indem sich die zweiten Maxillen im Fortgang der Entwicklung einander stetig nähern, kommt es schließlich zu einer medianen Vereinigung beider Glieder (Fig. 4 *lb*). Zuerst berühren sich ihre am weitesten oralwärts gelegenen Partien, so dass noch kurze Zeit hindurch eine schwache Trennungslinie von vorn nach hinten verläuft, die sich analwärts wenig verbreitert. Schließlich kommt unter vollständigem Verstreichen der Berührungslinie das Labium zu Stande, das, da sich die Taster unverändert erhalten, als Verschmelzungsprodukt der proximalen Hälften der zweiten Maxillen und somit als demselben Theil der ersten Maxillen gleichwerthig angesehen werden muss. Das so entstandene Labium, das, wie wir uns im Folgenden überzeugen werden, als solches, wenn auch in noch weiter veränderter Form, sich definitiv erhält, ist zunächst in seiner proximalen Platte noch vollkommen einheitlich, lässt also keine Gliederung erkennen.

Das Labium in der eben geschilderten Form wird von MEINERT als das »primäre« bezeichnet, und diese Bezeichnung beruht auf der Voraussetzung, dass das Labium, wie es uns am Ende der Embryonalentwicklung, also bei der Larve, entgegentritt, mit dem Labium in der früheren Entwicklungsstufe kurz nach seiner Entstehung aus den verschmolzenen zweiten Maxillen nicht identisch sei. Wie wir später noch klar erkennen werden, kann MEINERT's Irrthum nur darin seinen Grund haben, dass in seinem Untersuchungsmaterial eine Lücke war, die eine genaue Beobachtung der Weiterentwicklung des Labiums nicht zuließ. Alle weiteren Umformungen führen allmählich zu der entwickelten Form des larvalen Labiums und überbrücken die Kluft, die MEINERT zwischen der eben gebildeten und definitiven Unterlippe erblickte.

Auf einem späteren Stadium (Fig. 4) liegt das Labium, beträchtlich nach vorn gerückt, mit den ersten Maxillen auf etwa gleicher Höhe. Diese zeigen kaum eine nennenswerthe Veränderung, abgesehen von dem kontinuirlichen Ortswechsel. Die Mandibeln gehen mit ihrem Vorderrand schon direkt in den Seitenrand des Kopfes über. Die Antennen inseriren bereits auf der Dorsalseite und entsprechen in ihrer Längsachse der Querachse des Embryos. Wir sehen nun, wie der schon weit vorgeschnittene dorsale Verschluss des Kopfes vollständig wird, und die Mundglieder ihren definitiven Platz allmählich einnehmen mit Ausnahme des Labiums, das bis zum

Hinterrand der Mundöffnung den weitesten Weg zurückzulegen hat. Auf einem älteren Stadium (Fig. 5) sehen wir das Labium der vom Labrum bedeckten Mundöffnung so nahe gerückt, dass es auf nahezu gleiche Höhe mit den Mandibeln zu liegen kommt. Da der Kopf gewölbt ist, ist der Zwischenraum zwischen der proximalen Kante des Labiums und der Mundöffnung in Wirklichkeit größer, wie es auf der Flächenansicht erscheint. Die Antennen inseriren dorsal, die Mandibeln an dem vorderen Rand des Kopfes, während die Maxillen und das Labium noch der Ventralseite angehören. Die laterale Einbuchtung der basalen Partie des Labiums hat sich vollständig verloren, um einer geringen Vorwölbung Platz zu machen. Dieser Formveränderung liegen rein mechanische Ursachen zu Grunde; denn während das Labium mit seiner basalen Partie den Engpass durchwandert, der zwischen den inneren Rändern der Maxillen frei bleibt, verkürzt sich seine Querachse so weit, bis der Durchtritt möglich wird, um dann ihre natürliche Ausdehnung wieder zu gewinnen. Dagegen liegt jetzt die distale Partie noch zwischen den Basen der Maxillen und erscheint daher gegen früher erheblich geschmälert. Daher kommt es, dass hier die distale Hälfte des Labiums die proximale an Breite übertrifft, ein den früheren Stadien gegenüber gerade umgekehrtes Verhalten. Gleichzeitig tritt oralwärts von der Basis der Labialtaster jederseits eine Einkerbung auf, die eine vollständige Gliederung des Labiums in zwei gelenkig verbundene Platten einleiten.

Die Maxillen (Fig. 5 mx_1) haben in ihrer proximalen Partie eine wesentlich schlankere Form angenommen, wobei der vordere stumpfe Lappen zu einem konischen Zapfen geworden ist, der als Anlage des Lobus internus gedeutet werden muss, während der neben ihm an der Basis der Taster gelegene Zapfen von gleicher Gestalt der Anlage des Lobus externus entspricht. Nun sehen wir auf einem späteren Stadium (Fig. 6) die bisher dreigliederigen Taster viergliederig werden, wobei der letztgenannte Zapfen in die Bildung des basalen Tastergliedes mit einbezogen wird und als solcher verschwindet. Verfolgen wir die Entwicklung der Maxillen weiter, so sehen wir, wie mit dem Längenwachsthum des proximalen Gliedes auch der als Anlage des Lobus externus gedeutete konische Zapfen mehr und mehr schwindet, bis er ohne jede Andeutung seiner früheren Existenz verloren geht (Fig. 7). In dieser Gestalt treten uns die Maxillen zu der Zeit entgegen, wo der Embryo im Begriff steht, das Ei zu verlassen.

Die Mandibeln, die wir am Vorder- und Seitenrand des Kopfes (Fig. 4) angelangt sahen, wachsen in ihrem distalen Theil kontinuirlich weiter und verschmälern sich gleichzeitig, ohne dass eine Spur von Gliederung bemerkbar wird. In Folge des starken Längenwachsthums stoßen sie bald in der Mittellinie zusammen, und nun legt sich die rechte Sichel unter die linke, eine Lage, die bis zum Ausschlüpfen der jungen Larve beibehalten wird. Während sich auch die proximale Partie mehr in die Länge streckt, bleiben die noch relativ großen vorderen Lappen (Fig. 4) im Wachsthum hinter den übrigen Theilen sehr zurück und liefern schließlich die stark chitinisirten, mehrfach stumpf gezackten Kauflächen (Fig. 8).

Die Antennen, die ihre definitive Stellung zuerst erreichen, unterliegen der geringsten Umformung. Sie sind am Schluss der Embryonalentwicklung dreigliederig.

Wir hatten die Entwicklung des Labiums bis zu dem Zeitpunkt verfolgt, in welchem es dem von Meinert so genannten primären Labium entspricht, d. h. nur aus einer einheitlichen Platte mit den daran befestigten Labialtastern besteht (Fig. 4 *lb*). Es erübrigt nun noch, die Umformungen zu besprechen, deren Resultat eine Gestaltung ist, auf Grund deren Meinert die Neubildung eines sekundären Labiums unter gleichzeitigem Schwund des primären befürworten zu müssen glaubt. Ich habe schon auf die beginnende Gliederung der das Labium in seiner Hauptmasse darstellenden Platte in zwei hinter einander gelegene Abschnitte hingewiesen. Da nun diese Platte mit Ausnahme der zwischen den Tastern gelegenen Partie der verschmolzenen gemeinsamen Anlage von Cardo und Stipes entspricht, so haben wir in dem sich abgliedernden basalen Theil (Fig. 6—8 *sm*) das Verschmelzungsprodukt der Cardines zu erblicken und müssen ihn homolog dem gleichen Abschnitt bei den Orthopteren als Submentum bezeichnen. Dass diese Gliederung erst nach stattgehabter Verschmelzung der zweiten Maxillen erfolgt, steht der obigen Deutung um so weniger im Wege, als auch bei den freibleibenden ersten Maxillen die Gliederung des basalen Stammes in Cardo und Stipes erst sehr spät stattfindet. Die distale Platte (Fig. 6—8 *m*) stellt die verwachsenen Stipites dar und ist demnach dem Mentum der Orthopteren homolog. Das Submentum schnürt sich oberhalb der Basis schwach ein und bildet an seinem distalen Ende jederseits einen Vorsprung, der das Mentum umgreift. Indem diese Vorsprünge ein wenig wachsen, zieht sich der zwischen ihnen und der mittleren Partie gelegene Rand basalwärts etwas zurück, und zwischen diesen

geringen Einbuchtungen liegt die Insertion des an der Basis sich etwas verschmälernden Mentums. Letzteres hat sich nach verschiedenen Richtungen hin ebenfalls verändert. Zugleich mit der Gliederung des Labiums in Mentum und Submentum sprosst ein Anfangs nur eine geringe Vorwölbung darstellender Zapfen (Fig. 6—8) zwischen den Labialtastern am distalen Rand des Mentums hervor, der ungegliedert bleibt. Die Labialtaster weichen bald nach dem ersten Auftreten dieses Zäpfchens allmählich immer mehr aus einander, um schließlich ihre definitive Stellung in dem Winkel zu finden, den Seiten- und Hinterrand (beim Embryo), bezw. Seiten- und Vorderrand (bei der Larve) des Mentums bilden. Es fragt sich nun, auf welche Theile der typischen zweiten Maxille sich das distale mediane Zäpfchen zurückführen lässt. Um dies zu entscheiden, greifen wir auf jenes Stadium (Fig. 3 mx_2) zurück, das der Verschmelzung der zweiten Maxillen zur Bildung des Labiums vorausgeht. Ein Vergleich mit den Maxillen des ersten Paares ergiebt, dass sich die einzelnen Theile, wie folgt, entsprechen: Der Taster der zweiten Maxille dem Taster der ersten Maxille; der innere Lappen der zweiten Maxille den beiden inneren Lappen der ersten Maxille, die als Anlagen des Lobus externus und internus angesehen werden müssen. Danach entspricht der innere Lappen der zweiten Maxille entweder der gemeinsamen Anlage von Lobus externus und internus, die nicht mehr zur Sonderung kommen, oder der des Lobus externus allein unter der Voraussetzung, dass der Lobus internus überhaupt nicht mehr angelegt werde. Eine unbestreitbare Entscheidung beider möglicher Fälle wird kaum zu geben sein. Die übrig bleibende basale Partie der zweiten Maxillen ist homolog derselben Partie der ersten Maxillen, und also die gemeinsame, noch nicht differenzirte Anlage von Cardo und Stipes.

Wir haben nun gesehen, dass bei der Verschmelzung der zweiten Maxillen die medianen Zäpfchen diejenige Partie des Labiums darstellen, durch welche die Taster an ihrer Basis breit getrennt werden. Da es nun diese Partie ist, aus der das mediane distale Zäpfchen hervorwächst, so ergiebt sich aus dem oben Gesagten, dass wir in ihm das Verschmelzungsprodukt der gemeinsamen Anlagen von Lobus externus und internus oder auch der beiden Externloben allein wiederfinden. Als solches aber ist er der Glossa der Orthopteren durchaus homolog und nicht, wie Meinert (97) für wahrscheinlich hält, den Spinnwarzen der Lepidopterenlarven und wohl auch dem Hypopharynx der Dipteren.

Damit ist die vollkommene Homologie des Labiums von Hydrophilus als einem Vertreter der Coleopteren mit dem der Orthopteren klar erwiesen. Zugleich wird hiermit MEINERT's (97) Angabe über die genetische Verschiedenheit des »primären« und »sekundären« Labiums hinfällig. Gerade zwei der Hauptgründe, mit denen MEINERT seine Anschauung zu stützen versucht, dass nämlich das sekundäre Labium dem primären gegenüber zweitheilig ist und einen mittleren unpaaren Zapfen besitzt, machen es erst möglich, die Homologie des Coleopterenlabiums mit dem der Orthopteren in so hohem Grade deutlich festzustellen, wie es eben darum bei Hydrophilus gelingt.

Schließlich ist es noch die definitive Stellung des Labiums gegenüber der Anfangs zu den übrigen Mundgliedmaßen eingenommenen Lage, die MEINERT für seine Anschauung ins Feld führt.

Der Wechsel in der Stellung der Kopfgliedmaßen, den wir erst nach dem Freiwerden des Embryos vollendet sehen, beruht auf ziemlich komplicirten Bewegungserscheinungen, die genauer zu betrachten schon desshalb von Interesse ist, weil mit ihnen andere Bildungen des Kopfes, z. B. die des Hypopharynx, in ursächlichem Zusammenhang stehen.

Wir sehen die Kopfgliedmaßen mit Ausnahme des Labiums vier verschiedene Bewegungen ausführen. Erstens rücken sie nach vorn, zweitens nach der Seite des Kopfes. Aus beiden Bewegungen resultirt eine Ortsveränderung in der Richtung nach vorn und dem Seitenrand. Die dritte Bewegung besteht in einer horizontalen Drehung, in Folge deren sich die Anfangs parallel zur Längsachse gelegenen Gliedmaßen senkrecht zu dieser ursprünglichen Lage stellen. Die vierte Bewegung endlich erfolgt in dem Augenblick, wo der Embryo das Ei verlässt, und besteht darin, dass die Extremitäten unter einer halben Drehung nach vorn umgeklappt werden, wodurch ihr bisheriger Hinterrand zum Vorderrand wird und umgekehrt.

Sehen wir einmal alle Mundtheile oralwärts wandern und die Mundöffnung sich dem vorderen Körperpol nähern, so muss die Zellenproliferation in der hinter den zweiten Maxillen gelegenen Partie der ventralen Wand am stärksten sein. Hiermit soll natürlich nicht gesagt sein, dass die Zellenvermehrung, also das Wachsthum, in allen übrigen Theilen vollkommen aufgehört habe, was allerdings für die älteren Stadien Gültigkeit hat. Indem nun ein Theil des Anfangs ventral gelegenen Zellenstratums allmählich auf die Dorsalseite hinüberrückt, gewissermaßen von hinten her geschoben, und den dorsalen

Verschluss der Mitte der Kopfwand bildet, folgen alle Mundtheile dieser Bewegung. So lässt sich die Bildung des Labrums mechanisch erklären; denn indem das dorsalwärts rückende Zellenmaterial an den in der dorsalen Mittellinie vereinigten Kopflappen einen Widerstand findet, kommt es zur Bildung einer Falte im Bereich der früher erwähnten Anlage des Labrums, welche nun als definitive Oberlippe die Mundöffnung von oben her bedeckt. Gleichzeitig findet ein Wachsthum der ventralen Wand in die Breite statt, das wahrscheinlich durch den nach vorn gerichteten Druck bedingt wird, der eine Verschmälerung der Sternite unter gleichzeitiger Verlängerung der Querachse zur Folge hat, durch die der schließliche dorsolaterale Verschluss des Kopfes bewirkt wird.

Eine von dem sie tragenden Zellenstratum unabhängige Bewegung der Mundtheile nach den genannten beiden Richtungen hin, lässt sich nicht annehmen. Abgesehen davon, dass der Modus einer solchen Bewegung keineswegs klar wäre, spricht auch die gleichmäßige Bewegung aller Kopfgliedmaßen (auf jüngeren Stadien mit Einschluss der zweiten Maxillen) gegen eine solche Annahme. Die Entfernung aller Mundgliedmaßen von einander bleibt nämlich für eine ideale Längsachse konstant, wenn sie sich auch scheinbar einander nähern. Diese Annäherung ist jedoch nicht stärker, als sich durch die progressive Verbreiterung der basalen Partien der Extremitäten erklären lässt.

Nun scheint sich aus dem Gesagten die Bewegung der zweiten Maxillen und des Labiums nicht erklären zu lassen. Indessen ist auch hier ein Wandern der Appendices unabhängig von dem Zellenstratum, dem sie angehören, nicht anzunehmen. Wir sahen früher, wie die zweiten Maxillen auf den jüngsten Stadien dieselbe Bewegung nach vorn und lateralwärts ausführen, welche die übrigen Mundtheile bis zu ihrer definitiven Stellung fortsetzen. Es ist nun auffällig, dass gleichzeitig mit dem Auftreten der von Heider (89) beschriebenen vorderen und hinteren Tentoriumanlage die zweiten Maxillen einander medianwärts nähern. Zugleich sehen wir ihre Basen stark nach vorn rücken. Wenn wir beachten, dass die ektodermalen Tentoriumeinstülpungen einen Theil des vorhandenen Zellenmaterials in Anspruch nehmen, so resultirt aus dieser Erscheinung ein beschleunigtes Vorrücken der hinteren Zellenpartie, der die zweiten Maxillen mit ihren Basen angehören. Da die Seitwärtsbewegung, durch nichts beschleunigt, mit der vermehrten Vorwärtsbewegung nicht Schritt hält, so müssen die zweiten Maxillen, der intensiveren Bewegung folgend, bald auf die ersten Maxillen stoßen. Weil diese

aber in ihrer ganzen Ausdehnung dem Embryo fest aufliegen, setzen sie den vorrückenden zweiten Maxillen einen Widerstand entgegen, und der einzige Weg, der diesen frei bleibt, führt durch die Mitte, die zwischen den ersten Maxillen frei bleibt. Indem nun der äußere Lappen der zweiten Maxillen um den an der Basis der Maxillartaster gelegenen Zapfen (Anlage des Lobus externus) herumrückt, müssen die Basen in der Mittellinie zusammentreffen, und wir sehen, dass in der That die Verwachsung der zweiten Maxillen an deren Basis beginnt, während ihre freien Enden sich erst allmählich an einander legen und verschmelzen.

Schließlich ist noch die Bewegung der Antennen zu erklären, die, hinter der Mundöffnung angelegt, später vor diese zu stehen kommen. Sicher hängt dies Verhalten mit der Bildung der Oberlippe zusammen; denn wenn deren Entstehung als Falte früher aus dem Widerstand abgeleitet wurde, den das nach vorn und dorsalwärts herüberrückende Zellenstratum mit dem vorderen, bezw. hinteren Rand des Clypeus an den median vereinigten Kopflappen findet, so ergiebt sich daraus eine frühere Sistirung der Vorwärtsbewegung in der medianen Partie, in der die Mundöffnung liegt, als in den lateralen Theilen, denen die Antennen angehören. Während also die lateralen Partien ungehemmt vorwärts rücken, ist der Weg, den sie in derselben Zeit zurücklegen, weiter als in der medianen Partie. So müssen die Antennen die Mundöffnung überholen, noch bevor letztere ihre definitive Lage erreicht hat, was erst dadurch möglich wird, dass die Oberlippe eine Falte bildet. Diese Faltenbildung eben erfordert einen größeren Aufwand von Druckkraft, die nur unter gleichzeitiger Verlangsamung der Bewegung nach vorn gewonnen werden kann.

Es fragt sich nun, ob die dritte Bewegung, durch die sich die Längsachsen der Kopfgliedmaßen parallel zu der von rechts nach links laufenden Achse des Kopfes stellen, sich mit den bisher besprochenen Bewegungen in Zusammenhang bringen lassen. Wir erkennen aus der Betrachtung eines ganz jungen Embryos (Fig. 1), dass die Entfernung aller Kopfgliedmaßen vom Vorderrand des Kopfes größer ist als die vom Seitenrand. Soll nun das Ergebnis beider Bewegungen die Richtung nach den beiden Punkten des Kopfes haben, in denen Vorder- und Seitenrand in einander übergehen, so muss die Vorwärtsbewegung jene nach den Seiten gerichtete etwas übertreffen. Dadurch wird ein überwiegender Zug auf die nach innen gelegenen Punkte der Insertionslinie ausgeübt, die eben die Rich-

tungsveränderung der Längsachsen in dem genannten Sinn zur Folge haben muss. Dass übrigens die ersten Maxillen hiervon eine Ausnahme machen, hat darin seinen Grund, dass für sie das zwischen ihnen gelegene Labium eine solche Drehung unmöglich macht.

Die letzte Bewegung endlich ergiebt sich daraus, dass am Schluss der Embryonalentwicklung die Mundgliedmaßen am vorderen Körperpol angelangt sind. Indem dadurch die Insertionsfläche mit der Querebene des Kopfes zusammenfällt, stellt sich das Glied parallel der Frontalebene ein.

Die definitive Stellung der Mundgliedmaßen lässt diejenige Reihenfolge erkennen, die Savigny aufgestellt hat auf Grund morphologischer Studien. In derselben Reihenfolge werden sie auch in der Embryonalentwicklung angelegt. Dagegen tritt Meinert mit folgenden Gründen auf: Das Labium entspricht nicht den verschmolzenen zweiten Maxillen, sondern wird nach deren Rückbildung am Intercalarsegment neu angelegt. Da nun das Intercalarsegment vor dem Mandibularsegment liegt, so ist das Labium als erste Mundextremität zu zählen. Diese Einwürfe Meinert's sind zum Theil bereits früher widerlegt worden. Ich habe hier nur noch auf die definitive Stellung des Labiums näher einzugehen und kann mich dabei auf die Wiederholung dessen beschränken, was ich bereits an anderer Stelle gesagt habe. Nachdem die Mandibeln und Maxillen ihren definitiven Platz neben der Mundöffnung erreicht haben, stehen die Mandibeln etwas auswärts von und vor den Maxillen. Da die Sternite der Kopfmetamere hinter der Mundöffnung dicht gedrängt liegen und nicht weiter vorrücken können, ist auch das hinter ihnen gelegene Labium verhindert, seine Stellung unmittelbar am Hinterrand des Mundes einzunehmen. Nun wird es durch das Wachsthum der hinter ihm gelegenen Partien der ventralen Kopfwand beständig nach vorn gedrängt, wobei die Sternite, dem Druck nachgebend, unter Bildung einer Falte nach unten ausweichen. Durch diese Thatsache wird die von Heymons (95) zuerst nachgewiesene Abstammung des Hypopharynx (Fig. 8 *h*), der mit dieser Falte identisch ist, von den Sterniten der Metamere der Mundgliedmaßen durchaus bestätigt. Gegen Meinert nun ergiebt sich daraus, dass dem Labium nicht die erste, sondern die letzte Stelle unter den Mundgliedmaßen angewiesen werden muss, eine Stellung, die sich übrigens aus der Betrachtung der Larvenmundtheile schon von selbst ergiebt. Das Beweisendste für Meinert's Anschauung wäre die gleichzeitige Existenz zweier Labien gewesen, von der ich nicht die geringste Spur habe auffinden können.

Vergleichsthiere.

Außer der normalen Larvenform von Hydrophilus, deren Entwicklung dem vorliegenden Theil meiner Arbeit zu Grunde gelegt ist, fand ich noch eine zweite, von jener verschiedene Larve vor, die sich aus Eiern entwickelte, welche nur die halbe Größe der normalen Eier erreichen. Anfangs als ich beide Eiformen in einem Kokon fand, der im Freien gebaut worden war, glaubte ich annehmen zu müssen, dass nicht alle Eier von derselben Mutter stammen könnten, um so mehr, als die verschiedenen Eier nicht nur der Größe nach, sondern auch sonst wesentlich verschiedene Larven ergaben. Aber ich konnte an der Fähigkeit eines Hydrophilus-Weibchens, verschiedene Formen von Nachkommen zu erzeugen, nicht länger zweifeln, als ein im Aquarium isolirt gehaltenes Weibchen beide Eiformen producirte, die in dem Kokon so angeordnet waren, dass sich die großen normalen Eier als die zuerst, die kleinen als die zuletzt gelegten erwiesen. Da es sich um eine Differenz beider Geschlechter nicht handelte, so glaube ich in der kleinen eine Degenerationsform erblicken zu müssen, die vielleicht als Folge einer Erschöpfung des Weibchens oder aus anderen anormalen Verhältnissen zu erklären ist. An eine Kreuzung mit den sehr viel kleineren Verwandten des Hydrophilus kann ich nur schwer glauben. Leider gelang es mir trotz sorgfältiger Pflege nicht, die kleinen Larven groß zu ziehen. Sie nahmen keine Nahrung auf und gingen daher nach wenigen Tagen ein. Das beschränkte Material dieser abnormen Form habe ich vergleichsweise zum Studium der Entwicklung der Mundwerkzeuge benutzt. Leider erwies es sich als nicht zureichend zur Untersuchung der gesammten Embryonalentwicklung. Die Ergebnisse waren folgende: Alle Kopfgliedmaßen mit Einschluss der Antennen legen sich hinter der Mundöffnung an, um dann, nach vorn und nach der Seite rückend, ihre definitive Stellung einzunehmen.

Schon auf einem ziemlich frühen Stadium (Fig. 9), wenn die zweiten Maxillen noch nicht zur Formirung des Labiums zusammengetreten sind, werden die Unterschiede zwischen den normalen und anormalen Embryonen deutlich. Erstere soll der Kürze halber als Form I, letztere als Form II bezeichnet werden. Wir finden abweichend von I bei II die Oberlippe (Fig. 9 *lbr*) deutlich zweitheilig, was sich durch einen nach hinten gerichteten Kerb ausspricht, der sich ziemlich lange erhält und erst spät verschwindet. Die Antennen und Mandibeln stellen langgestreckte Anlagen dar, die aber durchaus

ungegliedert sind. An den ersten Maxillen sind bereits Lobus externus und internus, sowie der Palpus als gesonderte Anlagen deutlich zu erkennen. Während bei I die Anlagen des Lobus externus und internus im Lauf der Entwicklung verschwinden, bleiben sie hier deutlich erhalten und finden sich bei der Larve wieder. Der Stipes nimmt eine stark verbreiterte Form an, und so kommt schließlich die typische Maxille (Fig. 10 mx_1) zur Vollendung, die bei I ein ganz anderes, tasterartiges Aussehen gewinnt. Da der Lobus externus hier nicht zur Bildung des basalen Tastergliedes verwendet wird, sondern sich als solcher erhält, ist auch der Palpus maxillaris bei der anormalen Form im Gegensatz zu I nur dreigliederig. Wir fanden bei der Besprechung der normalen Form, dass die ersten Maxillen eine weitgehende Reduktion ihrer Gliederung erfuhren, während die zweiten Maxillen, nachdem sie das Labium gebildet haben, eine weitere Gliederung in höherem Grade erkennen ließen, als sich mit Rücksicht auf ihre Verschmelzung von vorn herein annehmen ließ. Die kleine Form zeigt nun gerade das umgekehrte Verhalten. Während die ersten Maxillen alle Theile des typischen zweiten Kiefernpaares erkennen lassen, ist dem fertigen Labium seine Abstammung von den zweiten Maxillen nicht mehr ohne Weiteres anzusehen.

Die zweiten Maxillen, deren Taster schon zwei Glieder aufweisen, während der Taster der ersten Maxillen noch eingliederig ist (Fig. 9), stellen in ihrer basalen Partie eine Anlage dar, die eine Beziehung zu weiteren Differenzirungen der Form nach nicht erkennen lässt. Wenn wir auch der Lage nach ungefähr angeben könnten, wo Cardo, Stipes, Lobus externus und internus sich im gegebenen Fall entwickeln würden, so kann man doch von einer Anlage der genannten Glieder im Einzelnen überhaupt nicht mehr sprechen, während dies bei Form I mit geringer Einschränkung sehr gut möglich war. Die Bildung des Labiums erfolgt hier in genau derselben Weise, wie sie für die normale Form beschrieben wurde. Auch hier werden die zweiten Maxillen beim Vorwärtsrücken gezwungen, den Engpass zwischen den inneren Rändern der ersten Maxillen zu durchwandern, wobei sie sich in der Medianlinie bis zum Verschmelzen einander nähern. Wenn wir nun auch von einer Anlage des Lobus externus und internus nicht mehr sprechen können, so unterliegt es doch keinem Zweifel, dass der später zwischen den Labialtastern hervorwachsende unpaare Zapfen (Fig. 10 *lb*), der hier eine bedeutende Länge erreicht, in demselben Sinn zu deuten ist, wie das gleiche Gebilde bei den normalen Larven; denn auch hier

entspricht die Partie zwischen den Tastern, allerdings nur in der Gegend ihrer vor dem Auftreten des Zäpfchens median gelegenen Einkerbung (Fig. 9 *a*, *lb*), der Stelle, an der wir die Anlage der Loben zu suchen hätten. Es ist merkwürdig, dass das Labium trotz seiner relativ bedeutenden Längenausdehnung keine Gliederung erfährt. Die Hauptmasse bleibt durchaus einheitlich und ist als solche der Cardo + Stipes der ersten Maxillen homolog. Denkt man sich (in Fig. 10) die ersten Maxillen in derselben Weise zusammengelegt, wie die zweiten, so ist aus dem so entstandenen Bild leicht ersichtlich, wie die definitive Form des Labiums zu Stande gekommen ist, die sich namentlich auch durch die seitliche Insertion der Taster von dem Labium der normalen Form unterscheidet. Obgleich also eine Gliederung des Labiums in Mentum und Submentum hier nicht vorliegt, lässt sich seine Homologie mit den Maxillen zur Genüge feststellen. Hieraus und aus dem Umstand, dass sich das zuerst angelegte Labium allmählich zu der definitiven Form umbildet, ohne dass sich ein neues Labium unter Reduktion des ursprünglichen anlegt, erweist sich auch dies Objekt nicht als Stütze für die MEINERT'sche Hypothese.

Bemerkt sei ferner noch, dass die Mundöffnung ihre ursprüngliche Lage beibehält, und dass es zu einer Abknickung der Längsachse des Kopfes gegen die Körperlängsachse kommt, wobei der Kopf mit dem Thorax einen spitzen Winkel bildet. Daher ist der Weg der Mundgliedmaßen zum Hinterrand des Mundes sehr viel kürzer als bei der normalen Form, d. h. die Sternite der Kopfgliedmaßen sind schmaler und stoßen beim Vorwärtsrücken unter gleichzeitiger Reduktion früher auf die Mundöffnung. Daraus erklärt sich die sehr geringe rudimentäre Entwicklung des Hypopharynx gegenüber der normalen Form. Es ist klar, dass bei der abgeknickten Lage des Kopfes dessen Gliedmaßen beim Ausschlüpfen aus dem Ei sich nicht nach vorn umschlagen können, da sie schon beim Embryo in der Frontalebene liegen. Weil aber die Larve orthognath ist, der Embryo jedoch hypognath, klappt sich der ganze Kopf unter halber Drehung nach oben und vorn. Dabei bleibt jedoch, eben so wie wir es bei Dytiscus sehen werden, bei der jungen Larve der Kopf stets etwas nach unten geneigt, während er sich bei der normalen Hydrophilus-Larve derart nach oben wendet, dass er wie verrenkt erscheint.

Dytiscus. Bei Dytiscus finden sich ganz ähnliche Verhältnisse hinsichtlich der Stellung des Kopfes, wie bei der eben beschriebenen Form von Hydrophilus, d. h. der ältere Embryo ist hypognath, wäh-

rend die junge Larve orthognath wird durch die oben besprochene halbe Drehung des Kopfes, der stets unter Bildung eines stumpfen Winkels nach unten geneigt bleibt. Wir finden ferner, dass auch hier die Mundöffnung nicht nach vorn im Sinn des Embryos rückt, sondern mehr und mehr sich nach hinten verschiebt, also schließlich am Vorderrand des Kopfes zu liegen kommt, der beim älteren Embryo (Fig. 13) nach hinten gerichtet ist. Die Kopfgliedmaßen werden hinter der Mundöffnung angelegt, die sehr früh von der Anfangs an ihrem Hinterrand gespaltenen Oberlippe bedeckt wird. Wir sehen, dass der Zwischenraum, der die Mundgliedmaßen von dem Munde trennt, relativ gering ist gegenüber dem Abstand vom Seitenrand des Kopfes. Da nun die einzelnen Glieder dicht hinter einander stehen, sind auch die Sternite, denen sie anhängen, sehr schmal und erfahren, bevor das Labium an seine definitive Stelle rückt, eine zu weitgehende Reduktion, um genügendes Material für den Hypopharynx abzugeben, der daher der Larve vollständig fehlt. Wir sehen auch hier die Mundgliedmaßen ihre ursprüngliche Reihenfolge beibehalten, wenn auch die Mandibeln schließlich nach außen und seitwärts von den ersten Maxillen zu stehen kommen (Fig. 13 u. 14). Die ersten Maxillen zeigen ein ganz ähnliches Verhalten, wie bei Hydrophilus, indem sie tasterförmig werden. Zu der Zeit, wo das Labium noch nicht gebildet ist (Fig. 12), finden wir dem Palpus maxillaris an seiner Basis zwei kleine innere Läppchen anhängen, die als Lobus externus und internus gedeutet werden können. Im weiteren Verlauf der Entwicklung wird der Taster viergliederig, indem die Anlage des Lobus externus zur Bildung des basalen Tastergliedes verwendet wird. Ein anderes Schicksal hat die Anlage des Lobus internus. Er streckt sich unter Annahme einer schlankeren Gestalt etwas in die Länge und erhält sich bei der Larve (Fig. 13 u. 14 mx_1) als ein kleiner Anhang des distalen Endes des Stipes an der Innenseite zwischen diesem und dem ersten Tasterglied. Dieser Anhang ist also als Rudiment des Lobus internus anzusehen. Besonderes Interesse bietet das Labium dar, weil ihm in seinem Bau alle die Charaktere fehlen, die nach Meinert das definitive oder »sekundäre« Labium von dem primären unterscheiden. Hätte Meinert dieses Objekt zuerst seinen Forschungen zu Grunde gelegt, so wäre er wohl kaum darauf gekommen, dass unter Schwund des zuerst gebildeten das definitive Labium als etwas Neues sich anlege. Indessen spricht er auch für Dytiscus diese Vermuthung aus, wenn auch sein Material in keiner Weise eine sichere Beurtheilung zulässt. Die zweiten Maxillen treten zur

Bildung des Labiums (Fig. 13 *lb*) zusammen, das nur ganz unwesentliche Umformungen zu erleiden hat. Nur die zweigliederigen Taster erreichen eine bedeutende Länge und inseriren an den Seiten des Labiums (Fig. 14 *lb*), das an seinem distalen Rand konkav ist, also durchaus keinen Zapfen besitzt, wie ihn MEINERT als Neuerwerbung des sekundären Labiums ansieht. Auch eine Gliederung in Mentum und Submentum erfolgt nicht. Natürlich rückt auch hier das zuerst angelegte Labium an den Hinterrand der Mundöffnung. Danach giebt das Verhalten der Unterlippe auch bei Dytiscus nicht den geringsten Anhalt zu MEINERT's Gunsten.

Wir können also das Resultat vorliegender Untersuchungen dahin zusammenfassen, dass bei den Coleopteren die Reihenfolge der Mundwerkzeuge genau so besteht, wie bei den Orthopteren, und wie sie SAVIGNY zuerst festgestellt hat, dass ferner das Labium der Coleopteren dem der Orthopteren vollkommen homolog ist und nicht als Appendix des Intercalarsegments ein neues, dem der Orthopteren nicht homologes Labium angelegt wird. Es ist demnach die Kluft zwischen den heteromorphen und homomorphen Insekten nicht so groß, wie MEINERT annimmt.

Entwicklung des Darmkanals.

Wie Eingangs schon erwähnt wurde, liegen bisher hinsichtlich der Genese des Mitteldarmepithels bei den Insekten drei verschiedene Ansichten vor, während die ektodermale Herkunft des Vorder- und Enddarmes von allen Forschern übereinstimmend anerkannt wird.

Aus den Dotterschollen entsteht das Mitteldarmepithel nach DOHRN (66), P. MAYER (76), BOBRETZKY (78), BALFOUR (80), HERTWIG (81), PATTEN (84), AYERS (84), WILL (88), TICHOMIROWA (90, 92). Dagegen nehmen HATSCHEK (77), GRASSI (84), KOROTNEFF (85), HEIDER (89), KOWALEWSKY (71), NUSBAUM (88), CHOLODKOWSKY (91), WHEELER (89) und RITTER (90) für das Darmdrüsenblatt mesodermalen Ursprung an, für dessen ektodermale Herkunft endlich GANIN (74), WITLACZIL (84), VOELTZKOW (89), HEYMONS (95), LÉCAILLON (98), RABITO (98) und SCHWARTZE (99) eintreten. TICHOMIROFF (79, 82) beobachtete die beiden ersten, GRABER (88, 89, 90, 91) alle drei Entstehungsarten.

Da die Ergebnisse der genannten Forscher im Einzelnen schon einer vergleichenden Betrachtung in der Litteratur mehrfach unterzogen worden sind, will ich nur kurz auf die Angaben eingehen, die über die Bildung des Mitteldarmes der Coleopteren gemacht worden sind.

Kowalewsky (71), der zuerst bei Hydrophilus die Genese des Mitteldarmes studirte, fand, dass dessen Epithel aus einer dem Dotter dicht anliegenden Schicht von Mesodermzellen entstehe, die als zwei vom End- und Vorderdarm ausgehende Streifen den Dotter umfassen. Ganz ähnliche Verhältnisse konstatirte Nusbaum (88) bei Meloë, wo aus dem »Entoderm«, das die Gestalt zweier mächtiger Seitenstränge besitze, sowohl das Darmmuskelblatt als auch das Darmepithel hervorgehe. Auch Heider (89) schreibt dem Mitteldarm noch mesodermale Herkunft zu. Das Prokto- und Stomodäum keilen sich der Art in die unterliegende Mesodermmasse ein, dass ein Theil der Mesodermzellen mit dem Ektoderm fest verschmilzt. In der so entstandenen vorderen und hinteren uhrglasförmigen Anlage, deren Zellen eine nur schwer erkennbare Differenzirung gegenüber dem Ektoderm aufweisen, findet Heider (89) den Ursprung des Mitteldarmepithels. Gegen diese Auffassung Heider's (89) glaubt Graber (90) Einspruch erheben zu müssen. Nachdem er die Angaben der übrigen Forscher im Vergleich mit seinen eigenen Ergebnissen einer eingehenden Besprechung unterzogen hat, sagt er schließlich: »Bei Berücksichtigung aller dieser fremden und eigenen Beobachtungen ist es nun wohl nicht sehr wahrscheinlich, dass die lateralen Drüsenblattstreifen bei Hydrophilus nach Heider's zum Theil allerdings nur vermuthungsweise hingestellten Anschauungen wenigstens zum Theil aus der inneren Leibeswandschicht, d. i. der paralecithalen Schicht hervorgehen sollen.« Später (91) spricht er sich dann positiv dahin aus, dass »die Elemente der beiden Entodermanlagen eine völlige Übereinstimmung sowohl mit den prokto-, als auch den stomodäalen Epithelzellen zeigen, während sie sich . . . schon frühzeitig sehr wesentlich von den Mesodermzellen unterscheiden«.

Auch ich kann mich mit Kowalewsky's (71) und Heider's (89) Darstellung nicht einverstanden erklären und stimme vielmehr mit Voeltzkow (89) und Lécaillon (98) überein. Beide Forscher finden, dass bei Melolontha bezw. einer Anzahl untersuchter Chrysomeliden der Ursprung des Mitteldarmepithels in zwei vorderen und zwei hinteren, vom Vorder- bezw. vom Enddarm auswachsenden ventrolateralen ektodermalen Lamellen zu suchen ist, die durch ihre Vereinigung in der Mitte, sowie in der ventralen und später in der dorsalen Medianlinie das Mitteldarmrohr entstehen lassen.

Vorderdarm und vordere Mitteldarmanlage.

Etwa zu derselben Zeit, in welcher an dem Keimstreif die Extremitätenanlagen hervorzusprossen beginnen, tritt eine Anfangs seichte und allmählich sich vertiefende Einstülpung des Ektoderms (Fig. 15 *st*) an dem hinteren Ende derjenigen Verdickung auf, die wir mit Heider (89) als gemeinsame Anlage von Clypeus und Labrum (Fig. 15 *lbr*) bezeichnen wollen. Diese erste Anlage des Stomodäums, die durchaus der Ventralseite angehört, hat die Richtung nach der späteren Rückenseite des Embryos und nach hinten. Da nun das Mesoderm (Fig. 15 *mb*) mit seinen mehr oder minder lose an einander gereihten Zellen dem Ektoderm dicht aufliegt, ohne jedoch mit diesem eine gemeinsame Zellenmasse zu bilden, so schiebt die Vorderdarmeinstülpung die in ihren Bereich fallenden Zellen des unteren Blattes eine Zeit lang vor sich her, ohne dass jedoch deren Kontinuität erheblich gestört würde. Durch den Widerstand, den der Dotter dem vorrückenden Fundus des Stomodäums mit seiner ihm wie eine Kalotte aufsitzenden Mesodermbekleidung entgegenstellt, wird diese dem Ende des Stomodäums fest angedrückt. So ist das wichtige Stadium (Fig. 15) erreicht, von dessen genauer Betrachtung die Entscheidung abhängt, ob das Mitteldarmepithel sich von dem Mesoderm oder dem Ektoderm ableitet. Zu der ersteren Auffassung ist Heider, wie ich glaube, dadurch gelangt, dass er sich zu sehr auf das Studium von Querschnitten verlegte, die, wie ich mich selbst überzeugen konnte, keine sichere Deutung möglich machen oder sie doch sehr erschweren. Aber auch bei den Sagittalschnitten bedarf es einer gesteigerten Aufmerksamkeit, um die Grenze zu erkennen, die trotz der innigen Anlagerung zwischen Ektodermeinstülpung und Mesodermbekleidung stets noch mit hinreichender Deutlichkeit aufzufinden ist. Der augenfälligste Unterschied zwischen dem Ektoderm und Mesoderm besteht darin, dass letzteres ein mehr oder minder lockeres Gefüge zeigt, während das erstere, dessen in dicht geschlossenen, deutlich nach außen und innen abgegrenzten Zellenreihen angeordneten Elemente ein einheitliches Band darstellt, auch durch die Form seiner Kerne unschwer zu erkennen ist. Die Ektodermkerne sind ziemlich lang gestreckt und stärker färbbar als die rundlichen Mesodermkerne. Ist nun auf dem beschriebenen Stadium eine Verwechslung beider Zellenarten nicht möglich, so fragt es sich doch, ob nicht in späterer Zeit die Mesodermzellen am Fundus der Stomodäumeinstülpung sich in ihrer Form durch allmähliche Differenzirung der Gestalt des Ektoderms

so weit nähern, dass eine Unterscheidung nicht mehr möglich wird. Ich vermochte eine dahin gehende Differenzirung niemals zu beobachten, vielmehr behalten die Mesodermzellen ihre ursprüngliche Gestalt sehr lange unverändert bei, so weit sie in Beziehungen zur Bildung des Darmes stehen. Verfolgen wir nun die Entwicklung des Stomodäums weiter, so sehen wir, wie dessen Mesodermbekleidung in Folge des weiteren Wachsthums der Einstülpung zwischen deren hinterer Wand und dem Dotter nach allen Seiten hin centrifugal ausweicht, bis nur noch die Seitenwände der ektodermalen Einstülpung von einem Mesodermcylinder bekleidet werden, dessen vordere Wand bedeutend mächtiger entwickelt ist wie die hintere. Zugleich flacht sich durch den Gegendruck des Dotters die hintere Wand des Stomodäums (Fig. 16 *st*) immer mehr ab, bis es zum Durchbruch einer Öffnung kommt, gegen die der Dotter frei vorliegt. Eine vordere Grenzlamelle, wie sie für viele Insekten beschrieben wurde, fehlt also bei Hydrophilus zunächst. Wir werden später sehen, dass ihre Existenz nicht während der ganzen Embryonalentwicklung geleugnet werden kann. Noch bevor es zum Durchbruch der Öffnung kommt, beginnt der Mitteldarm sich anzulegen (Fig. 16 *vl*). Wir finden an Sagittalschnitten zwei zunächst noch wenige Zellen umfassende Lamellen rechts und links von der ventralen Medianlinie direkt aus dem Ektoderm der Proctodäumeinstülpung auswachsen, die eine einschichtige Lage etwas abgeflachter Epithelzellen darstellen. Eine ganz ähnliche Bildung sehen wir an der Dorsalseite auftreten; nur handelt es sich hier nicht um zwei Lamellen, sondern um einen halbkreisförmigen Wall (Fig. 16 *rw*), dessen Kerne parallel zu seiner Oberfläche stehen. Dieser Wall, der gleich den Lamellen dem Dotter eng anliegt, ist nur eine vorübergehende Bildung, die sich aus dem Gegendruck des Dotters erklären lässt. Ganz ähnliche Verhältnisse wurden von SCHWARTZE (99) bei den Lepidopteren gefunden. Während die Anlagen des Mitteldarmes nun kontinuirlich und ohne Betheiligung von Mesodermzellen weiter nach hinten vordringen, nehmen sie zugleich an ihrer Basis an Breite zu und werden mehrschichtig, d. h. es treten mehrere über einander gelegene Kerne auf. Schließlich berühren sich die Basen der Lamellen und verschmelzen in der ventralen Medianlinie. Ein Sagittalschnitt in der Mittelebene (Fig. 17 *vl*) zeigt die mittlere Wand des so entstandenen Ringwalls angeschnitten, der sich in seinen Seitentheilen in Gestalt der beiden nach hinten sich immer mehr verschmälernden ektodermalen Lamellen fortsetzt. Den früher beschriebenen dorsalen

Ringwall sehen wir jetzt nach dem Durchbruch der Öffnung vollständig verschwunden. Die gleichsam herausgepressten Zellen, die ihn bildeten, haben sich wieder in ihre ursprüngliche Lage zurückgezogen. Nachdem dies geschehen ist, bildet sich an der vorderen (später dorsalen) Wand des Vorderdarmes eine Einstülpung, welche die erste Anlage des später sich abschnürenden Ganglion frontale darstellt (Fig. 17 *gf*). Bevor ich die Art und Weise beschreibe, wie sich schließlich der Mitteldarm zu einem Rohr schließt, soll zunächst die hintere Mitteldarmanlage und die Einstülpung des Proctodäums näher betrachtet werden.

Enddarm und hintere Mitteldarmanlage.

Die Einstülpung des Enddarmes, die in ganz ähnlicher Weise, jedoch etwas früher stattfindet, wie die des Vorderdarmes, weicht nach Lage und Form von der Anlage des Stomodäums in geringem Grade ab. Ihre Lage entspricht vielmehr dem hinteren Pol des Embryos, als die des Vorderdarmes dem vorderen, von dem wir sie durch die Anlage der Oberlippe getrennt sahen. Die Anfangs flache Einstülpung schiebt sich sehr schnell unter erheblichem Wachsthum in den Dotter ein, während das darunter liegende mesodermale Zellenmaterial gegen die Ventralseite zu verschoben wird. Hier lässt sich sehr viel klarer als am Vorderdarm erkennen, dass die von Heider (89) beschriebene innige Apposition der dem Fundus der Einstülpung anliegenden Mesodermzellen an das proctodäale Ektoderm in der That nicht stattfindet; denn es kommt kaum zu einer oberflächlichen Berührung beider Zellschichten, und das Mesoderm zeigt gerade in dieser hinteren Partie gegenüber der vorderen ein so lockeres Gefüge, dass von einem zusammenhängenden Zellenstratum kaum die Rede sein kann. Die hintere Wand bleibt zunächst vollkommen frei von Mesodermzellen (Fig. 18). Der Enddarm verliert sehr bald die Form eines gleichlumigen Rohres und nimmt unter starker Erweiterung seines schief nach vorn und dorsalwärts gelegenen Endes die Gestalt einer weitbauchigen Kochflasche an, deren Hals dem ausführenden Abschnitt mit der Afteröffnung entspricht (Fig. 18 *pr*). Im Umkreis dieses Halses sehen wir die zellige Wand bald stärker verdickt unter gleichzeitiger Abplattung und Verdünnung der dem Dotter eng anliegenden Wand. Diese Verdünnung nimmt so lange ihren Fortgang, bis unter gleichzeitigem Dickenzuwachs der distalen Partien eine Öffnung durchbricht (Fig. 19 *pr*). Obwohl also, wie wir schon beim Stomodäum feststellen konnten, auch hier eine Grenzlamelle

vollständig fehlt, konnte ich doch nie das Einwandern von Dotterschollen weder in den Enddarm, noch in den Ösophagus bemerken. Ein dorsaler Ringwall wurde am Enddarm nicht gefunden, wo nur eine geringe vorübergehende Verdickung der für den Vorderdarm beschriebenen Bildung entsprechen dürfte, die auch hier in mechanischen Druckverhältnissen ihre Erklärung findet. Nach Durchbruch der Öffnung gegen den Dotter ist keine Spur von ihr mehr zu finden. Noch bevor der Schwund der proximalen Wand des Proctodäums ganz vollendet ist, treten die Anlagen des Mitteldarmepithels in genau derselben Weise auf, wie sie für den Vorderdarm beschrieben wurden. Bei ihrem ersten Auftreten hat sich der Dotter schon mehr von dem Mesoderm des Keimstreifs abgehoben, und ihm legen sich die ektodermalen Lamellen (Fig. 19 *hl*) von unten her an. Ist dies zweifellos das normale Verhalten, so lässt sich doch gelegentlich beobachten (Fig. 19), dass sich die Lamelle zwischen die Dotterschollen selbst einschiebt und so einen kleinen Theil derselben abspaltet, der in die Leibeshöhle gelangt und dort aufgelöst wird. Da, wo die Lamellen in die ventrale Wand des Enddarmes direkt übergehen, sehen wir auf einem mehr lateral geführten Schnitte (Fig. 20 *mp*) die Anlagen der Malpighi'schen Gefäße, die jedoch nicht alle auf demselben Schnitt angetroffen werden können, da sie in zwei jederseits drei Ausstülpungen umfassenden, etwas divergirenden Reihen hinter einander stehen, also keinen gemeinsamen Stamm besitzen. Für die Beobachtung des weiteren Wachsthums der Lamellen sind Querschnitte instruktiver. An einem solchen, der noch den Enddarm im Bereich der Mitteldarmanlagen trifft (Fig. 21 *pr*), sehen wir, dass die Grenze zwischen Enddarm und Mitteldarmanlage keineswegs scharf ist. Vielmehr gehen beide Zellschichten kontinuirlich in einander über. Eine histologische Differenzirung ist jedoch nicht zu verkennen. Bei den Lamellen ist der am Enddarm deutlich ausgesprochene epitheliale Charakter stark verwischt. Die Kerne, die eine kugelige Gestalt angenommen haben, liegen unregelmäßig angeordnet in mehreren Lagen über einander. Auf dem erwähnten, noch in den Bereich der Enddarmeinstülpung fallenden Querschnitt stellen die Mitteldarmanlagen jederseits ein breites Band dar, das sich, je weiter wir es auf den Schnitten nach hinten verfolgen, immer mehr verschmälert (Fig. 22 *hl*). Daraus gewinnen wir das Bild der U-förmigen Anlage, wie sie Heider (89) beschreibt, deren rechter und linker Schenkel nun so lange nach vorn wachsen, bis sie auf die vom Vorderdarm auswachsenden Lamellen stoßen, um mit diesen in der Gegend der

Körpermitte zu verschmelzen. Die so entstandenen lateralen Bänder, die sich KOWALEWSKY (71) als aus einer Abspaltung des dem Dotter anliegenden Mesoderms hervorgegangen dachte, zeigen nun ein Wachsthum in doppelter Richtung. Indem sie sich an ihrer vorderen und hinteren Basis bis zur Verschmelzung verbreitern, kommt es zu einem von beiden Enden ausgehenden centripetalen ventralen Verschluss des Darmes, der sich nun als eine den Dotter von unten umfassende Halbrinne darstellt. Gleichzeitig findet ein dorsalwärts gerichtetes Wachsthum der Lamellen statt, das in derselben Weise erfolgt, wie eben geschildert wurde. Dabei wird der gesammte Dotter in den Mitteldarm aufgenommen, dessen letzte Reste mit dem Verschluss der letzten längsovalen dorsalen Öffnung, des »Rückennabels«, in sein Lumen gelangen. Das Wachsthum der ektodermalen Lamellen geschieht überall ohne Betheiligung der Zellen des unteren Blattes, so dass an dem ektodermalen Charakter des gesammten Mitteldarmepithels kein Zweifel herrschen kann. Ich habe den Eindruck gewonnen, als ob bei dem dorsalen Verschluss Theilungen der Epithelzellen kaum noch mitwirkten. Mir scheint vielmehr, als ob der Verschluss dadurch zu Stande komme, dass das mehrschichtige Zellenmaterial in dem Bestreben, sich einschichtig anzuordnen, einen größeren Raum als bisher in Anspruch nimmt, und sich aus diesem Grunde über den Dotter dorsal ausbreitet. Hierdurch erklärt sich zugleich die mit dem Verschluss des Rückennabels eintretende Bildung der Epithelmutterzellen oder Regenerationsherde. Es sind dies überschüssige embryonale Zellen, die keine Gelegenheit finden, sich dem epithelialen Verbande der übrigen Zellen einzuordnen aus Mangel an Raum. Sie bleiben daher an der Basis der Mitteldarmepithelzellen liegen, wo sie kleine Zellhäufchen bilden, deren Schicksal wir später näher kennen lernen werden. Nachdem der Darm in seiner ganzen Länge einen von den Ursegmenten stammenden einschichtigen Belag von Mesodermzellen erhalten hat, ist er auf einem Stadium angelangt, das den Ausgangspunkt für weitere Differenzirungen seiner Abschnitte und deren Elemente abgiebt, die wir im Folgenden bis zur Bildung des fertigen Larvendarmes verfolgen wollen.

Vorderdarm.

Der Vorderdarm gliedert sich mit Rücksicht auf seinen histologischen Bau in drei differente Abschnitte, die sich beim alten Embryo schon deutlich erkennen lassen. Der vordere, der noch der Mundhöhle angehört, besitzt ein aus nahezu kubischen Zellen zusammen-

gesetztes, einschichtiges Epithel mit blassen centralen Kernen. Dieses Epithel ist nach innen von einer glatten mächtigen Chitinlamelle ausgekleidet, nach außen liegt es einer dunkel erscheinenden, zarten, strukturlosen Membran auf, an welche sich, eben so wie am folgenden Abschnitt, die mächtig entwickelte Schlingmuskulatur ansetzt. Der zweite Abschnitt differenzirt sich frühzeitig gegen den ersten durch außerordentlich starke Längsfaltenbildung. Die Zellen seines einschichtigen Epithels sind würfelförmig und enthalten runde oder schwach oblonge Kerne. Jede Zelle beginnt schon ziemlich frühzeitig einen nach hinten gerichteten Chitinzahn zu bilden, während später das Chitin sämmtlicher Zellen zu einer einheitlichen starken Lamelle zusammenfließt. Da die Längsfalten an ihrem Ursprung nach hinten liegen, mit ihrem Ende dagegen nach vorn gerichtet sind, so werden beim Zug der Längsmuskulatur, die, in die Falten eindringend, sich an deren basal gelegener strukturloser Membran ansetzen, die Längsfalten mit ihren rückwärts gewendeten Chitinzähnchen nach hinten gezogen, und dadurch erlangt der ganze Apparat die Bedeutung einer Schling- und Zerkleinerungsvorrichtung. Die Anfangs zarten und glashellen Chitinhäkchen erhalten bei der älteren Larve mit zunehmender Stärke eine bräunliche Farbe. Die in diesem Abschnitt äußerst mächtige Muskulatur differenzirt sich sehr viel früher, als am Mitteldarm, in Ring- und Längsfasern, wozu noch starke, am Chitin der äußeren Körperbedeckung befestigte Muskelstämme hinzutreten.

Der letzte Abschnitt des Vorderdarmes (Fig. 26) erhält wieder eine wesentlich andere Gestalt, als die beiden vorderen. Das Epithel besteht hier aus hohen Cylinderzellen, deren langgestreckte Kerne dem Darmlumen zugewendet sind und an die kräftige glatte Chitinauskleidung (*chl*) angrenzen. Die Epithelzellen ruhen auf einer homogenen, ziemlich kräftigen Basalmembran (Fig. 26 *bm*), die nicht chitinös ist, vielmehr durch Hämatoxylin etwas weniger stark als das Plasma gefärbt wird. Die Muskulatur, die besonders an der Grenze zwischen Vorder- und Enddarm kräftig entwickelt ist, besteht aus einer inneren Ring- und einer mehrfachen äußeren Längsmuskellage. Wir haben früher gesehen, dass eine vordere Grenzlamelle dem jungen Embryo vollständig fehlt. Eine solche tritt aber zugleich mit dem vollständigen Verschluss des Mitteldarmes nachträglich auf, um erst nach vollendeter Resorption des Dotters bei der jungen Larve etwa am dritten Tage nach dem Verlassen des Eies wieder verloren zu gehen. Mittlerweile hat sich am Ende des Vorderdarmes eine Einrichtung gebildet, die diesen gegen den Mitteldarm abzuschließen

bestimmt ist. Unter den Querfalten, die der Endabschnitt des Vorderdarmes bildet, beginnt bald die an der Grenze gelegene Ringfalte (Fig. 26) sich besonders stark zu entwickeln. Zwischen die Basalmembranen ihrer einander sehr genäherten Wände dringt die Ringmuskulatur (*rm*) ein, durch deren Kontraktion die Ringfalte fest verschlossen werden kann.

Dieser Klappenapparat ist besonders noch dadurch von hohem Interesse, dass wir an seiner Basis einige Zellen bemerken, die ihren embryonalen Charakter bewahren (Fig. 26 *ez*). Diese stellen später bei der Larve einen Ring dar, dessen eine Hälfte an der Basis der Falte dem Mitteldarm zugekehrt liegt, während seine andere Hälfte von der Basis etwas nach vorn gerückt erscheint, so dass er zwischen die Wände der in dieser Hälfte sehr niedrigen Ringfalte eingeschoben ist. Dieser Ring embryonaler Zellen, welche weder Chitin, noch eine Basalmembran ausscheiden und rundliche Kerne enthalten, lassen keine Specialisirung nach irgend einer Richtung hin erkennen. Sie vermehren sich, Anfangs beim alten Embryo nur in geringer Zahl vorhanden, bei der Larve langsam, bis sie bei der erwachsenen Larve eine ziemlich bedeutende Ausdehnung gewinnen und dann durch den gegenseitigen Druck ihre ursprüngliche Kugelform mehr oder minder einbüßen. Diese embryonalen Zellen sind nun nichts weiter, als die Mutterzellen für das gesammte Vorderdarmepithel, das während der Puppenruhe abgestoßen und neu gebildet wird, wie wir später noch sehen werden.

Mitteldarm.

Bald nachdem der Mitteldarm sich geschlossen hat, beginnen diejenigen Differenzirungen seiner Elemente einzutreten, die zu seiner definitiven Form führen. Betrachten wir zunächst die mesodermale Auskleidung, so finden wir, wie die einzelnen Zellen spindelförmig werden und sich nach zwei Richtungen hin zu Muskelfasern umgestalten. An einem alten Embryo (Fig. 23) erkennen wir schon eine innere Ring- und eine äußere Längsmuskellage, die jedoch noch zu wenig kräftig erscheinen, um eine Peristaltik zu bewirken. Noch bei der 24—48 Stunden alten Larve (Fig. 25) bemerken wir keinen großen Fortschritt in der Ausbildung der Muskulatur, die erst bei der fressenden Larve zur vollen Entwicklung kommt (Fig. 27). Hier sieht man eine in ihren einzelnen Elementen zarte, aber aus sehr dicht gelegenen Muskelfasern zusammengesetzte innere Ringmuskelschicht, eine nach außen vor dieser gelegene lockere, von sehr starken

Fasern gebildete äußere Ringmuskellage und endlich eine kräftige, am weitesten auswärts gelegene Längsmuskellage, die mit den äußeren Ringmuskeln ein lockeres Maschenwerk bildet. Alle Muskeln sind deutlich quergestreift.

Das Epithel gewinnt schon frühzeitig eine hochcylindrische Gestalt. Es wurde schon oben erwähnt, dass bei dem Bestreben der Anfangs kubischen Zellen, sich reihenweise zu einem einschichtigen Epithel anzuordnen, eine Anzahl der embryonalen Zellen an die Basis der Epithelzellen gedrängt werden und dort einstweilen unverändert in Häufchen von drei bis vier Zellen liegen bleiben (Fig. 23 und 25 *em*). Inzwischen nehmen die Epithelzellen cylindrische Gestalt an, wie sich annehmen lässt, in Folge des mechanischen Druckes. Anfangs ist nämlich der Mitteldarm in seiner ganzen Ausdehnung noch prall mit Dotter gefüllt; gleichzeitig sind der End- und Vorderdarm in die Länge gewachsen, und eben so übt das eigene Wachsthum einen Druck auf die Epithelzellen aus, die diesem nicht anders, als durch Verkürzung ihrer in seiner Richtung gelegenen Querachse ausweichen können und daher die Gestalt eines hexagonalen Prismas annehmen, nach Art der Bienenwaben. Zugleich übernimmt nun das Mitteldarmepithel die Verdauung des Dotters, der zuerst am vorderen Ende des Mitteldarmes verschwindet. Im Zusammenhang mit der Resorption, die erst drei Tage nach dem Ausschlüpfen der Larve vollendet ist, treten am inneren Rande der Epithelzellen kleine Vacuolen auf, die besonders da, wo ihnen der Dotter dicht anliegt, zu großen Blasen zusammenfließen, welche das Plasma derart aus einander drängen, dass es nur noch ein wabiges Netzwerk in der Umgebung der Vacuolen bildet (Fig. 25). Nachdem der Dotter im vorderen Mitteldarmabschnitt resorbirt ist, legt sich das Epithel in Falten und nach und nach schreitet diese Faltenbildung von vorn nach hinten fort. Zu derselben Zeit tritt etwa in der Mitte des Darmes eine Ringfalte auf, welche die erste Bildung einer Windung einleitet, deren der Larvendarm mehrere aufweist. Noch während der Embryonalzeit kommt es an der Basis der Epithelzellen zur Bildung einer äußerst zarten Basalmembran (Fig. 27 *bm*). Diese folgt den Falten des Epithels nicht, sondern hebt sich mehr und mehr von jenem ab, um über der inneren Ringmuskellage hinzulaufen. Die Regenerationsherde, die noch bei der mehrere Tage alten Larve keine Veränderungen erlitten haben, beginnen nun an Volumen zuzunehmen. Sie senken sich unter Vermehrung ihrer Zellen zwischen die Maschen der Muskulatur ein und treiben dabei die Basalmembran vor sich her,

die also den Inhalt der Krypten wie ein zartwandiger Sack umhüllt. Ich werde bei der Besprechung der postembryonalen Entwicklung des Darmes auf diese Krypten zurückzukommen haben. Erwähnt seien noch der Härchensaum des Epithels (Fig. 27 *hs*) und die strukturlose Membran (*smb*), die den ganzen Mitteldarm umhüllt und die Regenerationsherde an ihrer distalen Wand berührt. Letzere ist eine hyaline strukturlose Haut, die in später embryonaler Zeit gebildet wird und, wie es scheint, nur einer sehr beschränkten Anzahl von Insekten zukommt. Wenigstens glaube ich als ihre ersten Anfänge kleine bindegewebige Zellen ansprechen zu dürfen, die sich zu einem hyalinen Strang ausziehen und unter Schwund ihrer Kerne die Membran liefern. Es gelang mir jedoch nicht, deren Bildung in allen Stadien genau zu verfolgen, und ich enthalte mich aus diesem Grund jedes positiven Urtheils.

Der Härchensaum ist in der Litteratur einigermaßen Gegenstand des Streites, da er seiner wahren Natur nach nicht von allen Forschern erkannt wurde. LEYDIG (57) fand ihn zuerst bei der Raupe von Noctua (Acronycta) aceris und hielt ihn für eine von Poren durchsetzte Cuticula, eine Ansicht, der sich u. A. auch SCHIEMENZ (83) anschließt. Erst FRENZEL (86) gelang es, den Härchensaum als solchen bei zahlreichen Insekten in stärkerer oder geringerer Ausbildung nachzuweisen. In der That bestätigen meine Untersuchungen an der Larve von Hydrophilus FRENZEL's Beobachtung vollkommen. Es kann bei dem genannten Objekt gar kein Zweifel darüber herrschen, dass die von VAN GEHUCHTEN (90) bei einigen Dipteren und von BIZZOZERO (93) bei der Imago von Hydrophilus, noch nachdem FRENZEL (86) sich ausdrücklich gegen eine dahingehende Deutung ausgesprochen hatte, als Stäbchen, bezw. gestrichelter Saum bezeichnete Bildung, wie auch RENGEL (97) bei Tenebrio konstatirte, aus feinen Härchen besteht, die allerdings gelegentlich in Folge ihrer Verklebung mit einander eine von Poren durchsetzte Cuticula vortäuschen können. Auch hinsichtlich der Funktion dieser Härchen darf man sich wohl mit Recht FRENZEL's (86) Deutung anschließen, die in jenen eine Vorrichtung sieht, harte und scharfe Nahrungsbestandtheile von der Oberfläche des Epithels fernzuhalten und es auf diese Weise vor Verletzungen zu schützen.

Enddarm.

Der Enddarm beginnt sich noch während der Embryonalzeit in zwei differente Abschnitte zu sondern, nachdem er an Länge be-

trächtlich zugenommen und eine dem Mitteldarmende dorsal aufliegende Schlinge gebildet hat. Hand in Hand mit dem Längenwachsthum des Enddarmes geht zunächst eine immer mehr an Komplikation zunehmende Faltenbildung des Epithels, das schließlich bei der jungen Larve eine Form erhält, die uns erst wieder bei dem Käfer entgegentritt, der die Puppe soeben verlassen hat. Wie wir bei der Betrachtung des Vorderdarmes oben konstatirt haben, so bildet sich auch an der Grenze zwischen End- und Mitteldarm erst nachträglich eine Grenzlamelle (Fig. 25 *gl*) aus, die erst dann verschwindet, wenn die gesammte Dottermasse resorbirt ist, und die junge Larve mit der Nahrungsaufnahme begonnen hat. Diese Grenzlamelle (*gl*) ist wie ein Trommelfell zwischen einem Ring von Zellen ausgespannt, die ihren embryonalen Charakter bewahren und sich als Imaginalring (*ime*, Fig. 25) erhalten, um später bei der Histolyse zur Neubildung des Enddarmepithels beizutragen. Es bedarf hier nicht mehr einer genauen Beschreibung dieser Zellen, die wir schon in derselben Gestalt am Vorderdarm kennen gelernt haben. In der Nachbarschaft dieser Imaginalscheibe bildet sich ein Klappenapparat aus, der jedoch an Mächtigkeit und feinerer Architektur hinter der Ringklappe des Vorderdarmes bedeutend zurücksteht. Betrachten wir nun zunächst das Epithel des vorderen Enddarmabschnittes etwas genauer. Es ist dies desshalb von Interesse, weil dies Epithel später während der Larvenzeit eine wesentliche Umgestaltung erfährt. Das Epithel der noch nicht fressenden jungen Larve (Fig. 25 *eep*) ist einmal durch seine reiche Faltenbildung ausgezeichnet und ferner dadurch, dass die einzelnen Zellen außerordentlich lang gezogen sind unter starker Verkürzung ihres Querdurchmessers. Eben so haben die Kerne eine lang ausgezogene Gestalt und stehen dicht gedrängt an der zur Darmachse proximalen Wand ihrer Zellen. Nach dem Darmlumen zu differenzirt sich eine äußerst zarte Chitinauskleidung (Fig. 24 *chl*), während die Epithelzellen basalwärts auf einer haarfeinen stark lichtbrechenden Membran ruhen (Fig. 24 *bm*). Die Muskulatur differenzirt sich zuerst in eine innere Ring- und äußere Längsmuskellage, die sich während der Larvenzeit weiter entwickelt. Wir finden dann bei einer Larve in mittlerem Alter eine in die Epithelfalten eindringende lockere Längsmuskelschicht, die sich nach hinten mehr und mehr verliert und eine eben solche äußere Längsmuskellage (Fig. 24 *il*, *al*). Zwischen beiden liegt eine doppelte Ringmuskelschicht (*rm*). Untersuchen wir eine fast ausgewachsene Larve, so finden wir das Epithel gegen früher im vorderen Enddarmabschnitt

erheblich geändert (Fig. 30 *eep*). Übrigens zeigen die Schnitte durch den Enddarm bei einer jugendlichen Larve den allmählichen Übergang von dem hohen embryonalen Epithel zu dessen späterer Form (Fig. 24 und 30), der sich von hinten nach vorn vorschreitend vollzieht, sehr deutlich. Das Larvenepithel (Fig. 31 *eep*) besteht aus großen Zellen von geringer Höhe, deren Kern central gelegen, also nicht mehr nach dem Lumen zu gedrängt ist, und gegen die früher langgestreckte eine häufig nahezu kugelige Form angenommen hat. Das Plasma der Epithelzellen zeigt ein eigenthümlich streifiges Gefüge.

Der größere, d. h. längere und weitere zweite Abschnitt des Enddarmes, der als Afterdarm bezeichnet werden mag, trägt einen durchaus anderen Charakter, als der eben beschriebene vordere Theil, der gegen jenen durch eine ziemlich kräftige Klappe abgegrenzt wird. Während die Struktur des die jederseits drei Vasa Malpighi aufnehmenden vorderen Enddarmabschnittes darauf schließen lässt, dass ihm noch ein Teil der Verdauung, wahrscheinlich der Resorption zufällt, kann der Afterdarm mit Sicherheit nur als Leitungsrohr und Aufspeicherungsraum für die Fäces bis zu deren Entleerung angesehen werden.

Der Afterdarm beginnt noch während der embryonalen Zeit sich stark umzubilden. Die Chitinmembran erhält eine außerordentlich mächtige Ausbildung, während zugleich das Epithel stark reduzirt wird. Schließlich bildet es nur noch einen schwachen plasmatischen Überzug an der Außenseite des Chitinschlauches, der bei seiner starken Faltung eine weitgehende Erweiterung und Verengerung seines Lumens durch die Muskulatur zulässt. In der plasmatischen Bekleidung findet man hier und da in ziemlich weiten Abständen kleine Kerne liegen, die ich nicht als Reste von Epithelkernen ansehen möchte. Vielmehr glaube ich aus später zu erörternden Gründen diese Kerne als zu embryonalen Zellen gehörig bezeichnen zu dürfen, die das Afterdarmepithel des Käfers liefern. Die aus inneren Ring- und äußeren Längsmuskeln gebildete Muscularis umgiebt den gefüllten Afterdarm in Form eines weitmaschigen Netzes mit rectangulären Lücken etwa wie das Ballonnetz den Ballon.

Die postembryonale Entwicklung.

Vorderdarm.

Der Umbildungsprocess wird wie beim Mittel- und Enddarm auch bei dem Vorderdarm durch eine energische Kontraktion der

Ring- und Längsmuskulatur eingeleitet. Deren Folge ist eine bedeutende Abnahme des Lumens und der Länge des Darmschlauches, die eine geringe Einstülpung des Vorderdarmes in den Mitteldarm bewirkt. Nun beginnt das Epithel sich zu lockern, und durch die Muskulatur dringen Blutzellen in das Innere des Vorderdarmes ein, durch welche das Epithel allmählich von vorn nach hinten fortschreitend aufgelöst wird. Dabei wird die Chitinbekleidung und der Hakenapparat frei und rückt langsam der Mundöffnung entgegen. Die Epithelfalten und die Ringklappe an der Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm glätten sich, und letztere verschwindet als solche erst dann, wenn die vordere Partie des Ösophagus bereits vollständig zerstört ist. Etwas später bildet das alte Epithel eine wabig körnige Masse, in der hier und da noch Reste der in Verfall begriffenen Kerne angetroffen werden. Im Umkreis der zusammengeknitterten Chitinlamelle, die noch im Inneren des Ösophagus liegt, treten nach und nach an Zahl zunehmende Körnchenkugeln auf. Noch während ein Rest des Larvenepithels sich am Ende des Vorderdarmes erhalten hat, beginnt innerhalb des oben beschriebenen Imaginalringes (Fig. 26 *ez*) eine lebhafte Zellenvermehrung. Karyokinetische Figuren in allen Stadien lassen sich mehr oder weniger deutlich vielfach erkennen. Diese starke Vermehrung seiner Zellen verleiht auf Längsschnitten dem Anfangs nur einen geringen Raum einnehmenden Imaginalring das Aussehen einer mehrschichtigen, ziemlich mächtigen Ringklappe. Nachdem nun das Larvenepithel vollkommen aufgelöst ist, sehen wir, wie sich die Zellen des Ringes progressiv nach vorn schieben, ohne jedoch zunächst eine bestimmte Anordnung erkennen zu lassen. Während dieser Vorgänge bleibt die Muskulatur zunächst vollständig intakt, wenigstens vermochte ich keine Unterschiede gegen ihren normalen Zustand ausfindig zu machen. Aber ihr Verfall wird schon vorbereitet durch die in ihre Maschen überall eindringenden Phagocyten, die alsbald ihre Thätigkeit beginnen. Fast zu derselben Zeit erscheinen in der Umgebung der Muskulatur sehr kleine Zellen, deren helles Plasma sich in der Längsrichtung des wenig gestreckten Kernes jederseits auszieht und so eine echte Spindelzelle darstellt. Es soll besonders hervorgehoben werden, dass ich nur die eben beschriebenen Formelemente als Spindelzellen in der weiteren Darstellung bezeichne, ein Name, unter dem in der Litteratur die verschiedensten Zellen verstanden werden. Leider war es mir gleich den übrigen Forschern, die diese Spindelzellen sahen, nicht möglich, etwas über ihren Ursprung zu erfahren,

da sie außerordentlich plötzlich in großer Zahl auftreten, ohne dass sich Theilungen konstatiren lassen. Jedenfalls sind sie nicht innerhalb der Larvenmuskulatur vorgebildet, denn ich finde sie stets zuerst in größerem Abstand vom Darm, dem sie sich dann allmählich nähern. So viel steht aber jedenfalls fest, dass sie ihrer Bestimmung nach Mutterzellen für die Neubildung der Muskulatur sind. Nach der vollständigen Zerstörung des Vorderdarmepithels zeigen auch die Muskeln die ersten Spuren des Verfalls. Man findet hier und da eine Körnchenkugel, d. h. eine Phagocytenzelle, welche außer deutlich als solche erkennbaren Muskelfragmenten zwei bis drei Kerne enthält, die ebenfalls den Muskeln entstammen und sich noch deutlich durch intensive Aufnahme von Farbstoffen markiren.

So weit ist die Umwandlung vorgeschritten, noch bevor das Thier die Larvenhaut verlassen hat und zur Puppe geworden ist.

Untersucht man den Darm einer Puppe, die sofort nach dem Ausschlüpfen aus der Larvenhaut getödtet und konservirt wurde, so findet man Folgendes: Der Vorderdarm ist gegenüber seiner früheren Ausdehnung sehr eng geworden. Es hängt dies möglicher Weise damit zusammen, dass ein Theil seines Inhalts vor dem Verschluss der Mundöffnung durch diese entfernt worden ist. Von der Chitinhaut und dem Hakengerüst ist nämlich keine Spur mehr vorhanden. Anfangs glaubte ich dies Verschwinden auf Rechnung der Körnchenkugeln schreiben zu müssen, die zuletzt die Chitinreste in größerer Zahl umgaben. Später aber fand ich, wie schon Weismann (64) seiner Zeit bei Musciden, den Hakenapparat in der abgeworfenen Exuvie des Kopfes der Larve. Das neue Epithel hat sich aus den vorrückenden Imaginalzellen zu einem vollständigen Schlauch geschlossen, stellt jedoch zunächst noch eine mehrschichtige Lage dar, deren einzelne Zellen keine scharfen Grenzen erkennen lassen. Je weiter man aber in der Betrachtung des Bildes nach vorn geht, um so mehr sieht man die Zellen und deren Kerne sich in die Länge strecken und sich in den Darmradius einstellen, während die zahlreichen kleinen Kerne ihre kugelige Form noch längere Zeit beibehalten. Bei einer nur wenig älteren Puppe beginnt das in immer größerer Ausdehnung sich einschichtig anordnende Epithel bereits kleine Falten zu bilden. Die Reste des Larvenepithels liegen als aufgelöste gewundene Masse im Darmlumen und zeigen nur noch ganz vereinzelte und fast vollständig zerstörte Kernreste. Die Körnchenkugeln haben sich nicht unerheblich vermindert; wahrscheinlich hat sie dasselbe Schicksal ereilt, wie das Epithel. Am zwölften

Tage der Puppenruhe sieht man den Vorderdarm mit einem überall einschichtigen, mäßig hohen Cylinderepithel versehen, das schon eine starke Chitinauskleidung besitzt, die jedoch gegen das Ende des Vorderdarmes sehr zart wird. An der Grenze zwischen diesem und dem Mitteldarm beginnt nun die Bildung einer Pylorusklappe, wie sie auch die Larve besaß, und gleichzeitig treten sich bald stark in die Länge streckende Falten auf, die der Darmachse parallel stehen. Endlich bei der 20—24 Tage alten Puppe gewinnt der Vorderdarm die Gestalt, die er bei dem jungen Käfer besitzt. Bei ihm finden wir den Vorderdarm in zwei verschiedene Abschnitte zerlegt. Der hintere erweitert sich etwas und ist gegen den vorderen durch eine weniger mächtige Ringfalte abgegrenzt, als gegen den Mitteldarm. Die Pylorusklappe besteht aus einer in ihrem Umkreis überall gleich entwickelten Ringfalte, die sich oralwärts umschlägt, und ziemlich weit in das Lumen des Endabschnittes hineinragt. In diesem erweiterten Theil, der durch mächtigen Muskelbelag ausgezeichnet ist, aber ein mäßig gefaltetes Epithel aufweist, fand ich bei der Puppe kurz vor dem Ausschlüpfen die verflüssigten Reste des larvalen Epithels, die noch eine geringe Anzahl von degenerirten Körnchenkugeln enthielten. Der Ösophagus ist sehr eng, die Muskulatur tritt nicht, wie wir es bei der Larve fanden, bis an die distalen Zipfel der Längszotten. Auf diese nur zum Theil übergreifend, bilden sich die von Vangel (86) beim Käfer beschriebenen Chitinzähnchen als Bekleidung der Mundhöhle und der vorderen Partie des Ösophagus.

Die Muskulatur ist bei der ganz jungen Puppe (am ersten Tage) nur noch in Resten vorhanden, zwischen denen die Phagocyten in voller Thätigkeit sind. Hier kann man mit großer Klarheit erkennen, wie die Phagocyten die Muskeln und deren Kerne buchstäblich auffressen, ein Verhalten, das Kowalewsky (87) zuerst bei den Musciden richtig erkannte und genau beschrieb. Körnchenkugeln, die eine dunkle Farbe angenommen haben und deren Inhalt sich nicht mehr tingirt, sind in relativ geringer Anzahl aufzufinden. Bei einer älteren Puppe haben sie sich erheblich vermehrt. Auf diesem Stadium sind die mikroskopischen Bilder ziemlich unklar, in so fern die einzelnen Formelemente in der Umgebung des Ösophagus sich nur schwer ihrer Natur nach erkennen lassen, weil sie zwischen den Resten der zerfallenen Muskulatur, einander zum Theil bedeckend, dicht gedrängt liegen. Außer den vollgefressenen und theilweise degenerirten Phagocyten trifft man normale Blutzellen und die früher erwähnten Spindelzellen in der ungeordneten Masse an, in welcher

letztere nur bei günstiger Lage aufgefunden werden können. Allmählich verschwinden nun die Körnchenkugeln ganz, und auch die Blutzellen ziehen sich mehr und mehr vor der sich neubildenden Muskulatur zurück. Diese setzt sich am zwölften Tage aus langgestreckten zarten Spindelfasern zusammen, die noch keine bestimmte Anordnung besitzen und keine Streifung erkennen lassen. Etwas später macht die Muscularis den Eindruck einer einheitlichen Masse, in der sich aber hier und da schon in bestimmter Richtung verlaufende Züge unterscheiden lassen, zu denen die zahlreichen Kerne parallel stehen. Erst relativ spät differenzirt sich aus der Muskelmasse eine doppelte innere Ring- und mehrfache äußere Längsmuskellage, von der einzelne Stränge unter spitzem Winkel von hinten her durch die Ringmuskeln an die Wand des Ösophagus herantreten. In solcher Gestalt treffen wir die nun deutlich quergestreifte Muskulatur noch bei dem jungen Käfer an.

Mitteldarm.

Die Neubildung des Mitteldarmepithels nimmt ihren Ursprung aus den von älteren Forschern als Drüsen angesehenen Regenerationskrypten, die, wie wir gesehen haben, schon in embryonaler Zeit angelegt werden und bei der Larve ihre eigenthümliche flaschenförmige Gestalt annehmen. Nach außen sind die Blindsäcke von einer dünnen homogenen Haut überzogen (Fig. 27 *bm*), die eine Ausstülpung der Basalmembran des Epithels darstellt und hier und da sich etwas von den Zellen abhebt, die sie umschließt. In dem distalen Fundus des Blindsackes finden sich kleine, gegen einander nicht überall scharf abgegrenzte Zellen mit rundlichen Kernen, an denen sich Theilungsfiguren unschwer nachweisen lassen (Fig. 27 *em*). Sie entsprechen den Zellen des Imaginalringes am Vorderdarm und müssen gleich diesen als Embryonalzellen aufgefasst werden. Als solche bilden sie den wichtigsten Bestandtheil des Blindsackes; denn sie sind die eigentlichen Mutterzellen für das neue Epithel. Proximal von diesen Zellen treffen wir echte Epithelzellen, die sich von den Darmepithelzellen nur durch das Fehlen des Härchensaumes unterscheiden. Wenigstens gelang es mir nie, diesen Saum aufzufinden und sein Fehlen erklärt sich wohl hinlänglich durch die geschützte Lage dieses Kryptenepithels (Fig. 27 *cep*), das mit der aufgenommenen Nahrung niemals in Berührung kommt. Nach seiner Anordnung lassen sich zwei Formen von Kryptenschläuchen unterscheiden, von denen die eine jedoch häufiger vorkommt und typisch zu sein scheint, wesshalb sie auch

von Bizzozero (93) und Rengel (98) allein beschrieben werden, deren Untersuchungen sich allerdings nur auf den imaginalen Darm von Hydrophilus erstrecken. Bei dieser Form (Fig. 27 *a*) steht das Epithel senkrecht zur Oberfläche des Blindsackes, und die proximalen, den Regenerationsherden anliegenden Zellen berühren sich in der Achse des Schlauches, wo sie ohne scharfe Grenze in einander übergehen. In der Richtung der Darmachse aber wird das Epithel niedriger, so dass ein mit Sekret gefülltes Lumen zwischen ihm frei bleibt. Das Darmepithel läuft vollkommen geschlossen über die bald sehr enge, bald ziemlich weite proximale Öffnung des Blindsackes dahin, dessen Lumen daher mit dem Darmlumen in durchaus keiner Kommunikation steht. In dem zweiten, weniger oft zur Beobachtung gelangenden Fall setzt das Kryptenepithel sich gleichmäßig über die Epithelmutterzellen fort (Fig. 27 *b*), so dass die am meisten distal stehenden Zellen der Längsachse des Kryptenschlauches parallel laufen. In diesem Fall ist also der vom Sekret erfüllte Hohlraum zwischen dem Kryptenepithel weiter, als bei der ersterwähnten Form. Die Krypten finden sich am ganzen Mitteldarm in gleicher Menge und stehen in Längs- und Querreihen angeordnet.

Der Verfall des Larvenepithels beginnt in seinen ersten Anfängen schon bei der Larve, die noch damit beschäftigt ist, sich die Puppenhöhle in der Erde anzufertigen. Der Darm wird seines gesammten Inhaltes entleert und mit Luft gefüllt, Letzteres wahrscheinlich, um zu verhindern, dass bei der Kontraktion der Darmmuskulatur sich die Wände gegen einander pressen. Bevor jedoch diese Kontraktion der Darmmuskulatur eintritt, sehen wir zwischen diese und das ältere Epithel, sowie zwischen die Blindsäcke Blut- und Fettkörperzellen in großer Zahl eindringen. Gegen eine plötzliche Kontraktion der Darmmuskulatur scheint mir Mancherlei zu sprechen. Fände sie statt, so hätte ich kaum alle Phasen der Epithelabhebung in so schöner und allmählich sich abstufender Reihenfolge auffinden können, wie es thatsächlich der Fall war. Ich bin der Ansicht, dass die Zusammenziehung der Darmmuskulatur ungefähr gleichen Schritt hält mit der relativ langsam fortschreitenden Verkürzung des gesammten Larvenkörpers.

Nachdem die Fettkörper- und Blutzellen in die Muskulatur eingewandert sind, sehen wir das Epithel stellenweise in seiner Kontinuität etwas gelockert und die Zellen unregelmäßig gegen einander verschoben. Gleichzeitig hebt es sich immer mehr von der Basalmembran ab, und die Blindsäcke beginnen sich gegen das Darmlumen

vorzustülpen, wobei ihr Sekret sich unter dem alten Epithel ansammelt und dies vollends abhebt und nach innen schiebt. Auf diesem Stadium (Fig. 28) sehen wir durch die Lücken, welche zwischen dem als solchem noch nicht gebildeten jungen Epithel bestehen, eine Anzahl von Blutzellen und Fettkörperzellen (Fig. 29 *vz*) einwandern, die frei oder in Häufchen an die Basis des alten Epithels gelangen. Ihre Hauptmasse wird jedoch durch das schnell sich über die Muscularis und das Lager der Bindegewebszellen ausbreitende und lückenlos zusammenschließende junge Epithel (Fig. 28 u. 29 *iep*) gehindert, in das Darmlumen einzutreten. Die strukturlose Membran ist (Fig. 28 *smb*) an vielen Stellen zerrissen und hat den Blutzellen (*blz*) den Durchtritt gestattet. Die Basalmembran ist nur noch deutlich an den distalen Enden der Blindsäcke, wo sie auch schnell vollkommen verschwindet.

Die eingewanderten Blutzellen beginnen zunächst damit, das alte Epithel zu zerstören. Auf einem Stadium (Fig. 28), wo das neue Epithel (*iep*) noch in der Bildung begriffen ist, treten in dem larvalen Epithel (*ep*) bereits große Körnchenkugeln (*kk*) auf. Von diesem durch das Sekret der Krypten getrennt, liegt auswärts das junge Epithel (*iep*), das freilich diesen Namen noch kaum verdient. Die kleinen Regenerationszellen laufen in Lagen von wechselnder Stärke und in ganz unregelmäßiger Lagerung über die Bindegewebszellen (*lsp*) dahin, und man kann deutlich erkennen, wie die noch in den Blindschläuchen liegenden Zellen (*em*) sich gegen das Darmlumen vor- und über die schon herausgelangten herüberschieben. Dabei werden die schon bei der Larve als Kryptenepithel beschriebenen Cylinderzellen unter Verlust ihrer bisherigen Form, der zu einer Abrundung führt, fortgeschoben und gelangen z. Th. zwischen das larvale und imaginale Epithel (*cep*) oder bleiben an letzterem, kleine Häufchen (*vz*) bildend, haften. Schließlich gleichen sich die durch die Krypten bedingten Vertiefungen vollkommen aus, und das junge Epithel stellt einen allseitig geschlossenen Schlauch dar, der auf Längsschnitten (Fig. 29 *iep*) das Aussehen eines breiten protoplasmatischen Bandes hat, in das zahlreiche runde Kerne unregelmäßig eingestreut sind. Zellgrenzen lassen sich nicht erkennen, und das Ganze trägt den typischen Charakter embryonalen Ektoderms. Am weitesten nach innen finden wir jetzt das alte Epithel, dessen Kerne sich auffallend schwach färben, aber ihre epitheliale Anordnung meist noch deutlich bewahrt haben (Fig. 29 *ep*). Die Zahl der Körnchenkugeln in seiner Umgebung hat sich nur wenig gesteigert. Dagegen hat die Zahl der Zellen sich

vermehrt, die zwischen dem larvalen und imaginalen Epithel liegen (*vz*). Einen Theil derselben hatten wir schon als degenerirendes Kryptenepithel erkannt. Die übrigen können nur von den Regenerationszellen herrühren, da ein Eindringen von außen durch das junge, schon geschlossene Epithel nicht mehr möglich war. Hier und da findet man auch noch Blutzellen und Fettzellenkerne. Alle diese Elemente zeigen, in das Sekret der Krypten eingebettet, Spuren des Verfalls und legen sich mehr und mehr dem larvalen Epithel zur Bildung eines wurstförmigen Körpers an, dessen Zerfallprodukt den gelben Körper darstellt, der den Puppendarm erfüllt. Die Reste des Epithels sind als Kernfragmente noch bei der alten Puppe und zuweilen noch bei dem jungen Käfer aufzufinden und liegen in den gelben Körper eingeschlossen.

Nach außen von dem jungen Epithel liegt ein Konglomerat von Zellen (*lsp*), die in der Litteratur unter dem Namen »Spindelzellen« bekannt sind, ohne dieser Bezeichnung irgendwie gerecht zu werden; es müssten denn diese Zellen etwa bei Hydrophilus etwas Anderes sein, als bei den übrigen Insekten, bei denen sie beobachtet wurden. Bei Hydrophilus stellen sie ein mindestens eben so breites Band dar, wie das neugebildete Epithel, zeichnen sich vor diesem aber durch geringeren Kernreichthum und blasse Färbung aus. Ganz geeignet, auf den ersten Blick ein mehrschichtiges in Bildung begriffenes Epithel vorzutäuschen, stellen sie doch nichts weiter dar, als die zusammengedrängten Mesodermkerne, die wir schon frühzeitig zwischen die Muskulatur eindringen sahen, und deren Zellplasma, durch zarte Grenzen, jedoch keineswegs durchweg deutlich von einander getrennt, dicht gegen einander gelagert erscheint. Diese wirken, wie es scheint, zunächst chemisch zersetzend auf die Muskulatur ein, die bisher intakt blieb. Wenigstens machen die Streifen und netzförmigen Figuren, die zwischen den einzelnen Kernen deutlich sich abheben, den Eindruck eines geronnenen Sekrets, dem ähnlich, das wir im Inneren des Darmes unter dem larvalen Epithel antreffen. Möglich bleibt es jedoch, dass diese Figuren von eingedrungener Blutflüssigkeit herrühren, die in den Lücken zwischen den Zellen die eigenthümliche Gestalt anzunehmen gezwungen ist, während die im freien Raum befindliche Körperflüssigkeit ein ganz anderes Aussehen hat. Erst nachdem die Krypten durchaus verschwunden sind, sehen wir in der Muskulatur die ersten Körnchenkugeln auftreten, die nicht nur diese, sondern auch die Fettzellenkerne verzehren. So weit vollzieht sich die Umwandlung noch in der Larve.

Während der Puppenruhe hat das Epithel nur noch geringe Veränderungen durchzumachen. Bei der ganz jungen Puppe bildet es eine dünne Lage mit noch ungeordneten Kernen und zeigt eine beginnende, von vorn nach hinten fortschreitende vorübergehende Faltung. Sahen wir bei der fressenden Larve den Darm fünf Windungen machen, die sich bis zum Eintritt ins Puppenstadium allmählich strecken, so finden wir ihn jetzt in seiner geringsten Ausdehnung; denn er hat die Gestalt eines gerade gestreckten, sich hinten erweiternden Rohres angenommen. Das Epithel bildet, so lange der Darm durch die noch genügend haltbare Muskulatur gezwungen, seine Gestalt beibehalten muss und sich nicht in Windungen legen kann, bei dem Bestreben, sich einschichtig anzuordnen, provisorische Falten, da eine andere Möglichkeit bei der geringen Oberflächenausdehnung der Darmwand nicht gegeben ist. Zugleich tritt an dem Epithel nach dem Darmlumen zu ein dunkler bräunlicher Saum auf, der mit dem späteren Härchensaum nichts zu thun hat. Er hebt sich gelegentlich von den unterliegenden Zellen als homogene Haut ab, die später nicht mehr anzutreffen ist, aber Anfangs mit großer Konstanz auftritt und aus diesem Grund nicht als ein Kunstprodukt angesehen werden kann. Die Muskulatur ist sehr blass geworden und zerfällt unter Zunahme der Körnchenkugeln sehr schnell, die auch die Fettkörperzellen mehr und mehr verzehren. Auffällig ist die schließlich erreichte, relativ geringe Zahl der Körnchenkugeln im Bereich der Muskulatur. Ein starkes Einwandern derselben in die Körperflüssigkeit war nicht zu konstatiren, während andererseits ihre Menge in gar keinem Verhältnis zu der Muskulatur steht, die sie in sich aufnehmen sollen. Es ist darum sehr wahrscheinlich, dass zunächst, wie Nötzel (98) scharf unterschieden wissen will, eine chemische Auflösung der Muskeln statthat, bevor die Reste von den Phagocyten aufgenommen werden.

Was die Neubildung der Muskulatur betrifft, so konnte ich zu einem sicheren Schluss nicht kommen, weil es mir nicht gelang, im Bereich des Mitteldarmes Spindelzellen mit Sicherheit nachzuweisen. Doch scheinen sie auch hier als Muskelbildner in Betracht zu kommen; denn man findet zwischen den sogenannten »Spindelzellen« mancher Autoren nicht selten länger gestreckte Kerne, als sonst angetroffen werden. Die Schwierigkeit des genauen Nachweises besteht nur darin, dass in dem ordnungslosen Durch- und Übereinander dieser Zellenlage bestimmte Formelemente nicht mehr ihrem Wesen nach klar erkannt werden können.

Nachdem die Muskulatur zerstört ist, beginnt der Darm unter vollständiger Glättung seines Epithels stark in die Länge zu wachsen. Er rollt sich hierbei zu einer Spirale auf, die fast den ganzen Mitteldarm und einen Theil des Enddarmes in sich fasst. Mit dem Schwund der oben erwähnten inneren Haut geht die Bildung einer chitinösen, in ihren ersten Anfängen schon deutlich sichtbaren Basalmembran Hand in Hand. Zugleich treten die ersten zarten und hyalinen Muskeln auf, die sich unter Vermehrung ihrer Kerne in die Länge strecken. Ring- und Längsmuskeln sind von vorn herein als solche kenntlich. Das Lager bindegewebiger Zellen ist bis auf geringe Reste verschwunden. Nachdem der Darm zu wachsen aufgehört hat, beginnt die Faltenbildung des Epithels wieder. Dies zeigt noch durchaus embryonalen Charakter, wenn es auch bereits überall einschichtig ist. Nun beginnt die Bildung der Regenerationskrypten. Sie vollzieht sich in etwas anderer Weise, als beim Embryo. Die von der Darmachse distal gelegenen Falten oder Zotten keilen sich zwischen die Muskulatur ein und verlieren an ihrem proximalen Ende den Zusammenhang mit dem Epithel, das sich über ihren Öffnungen schließt. Dabei legen sich einige Bindegewebszellen, die Bizzozero (93) bei der Imago beschrieben hat und den Henle'schen Zellen der schlauchförmigen Magendarmdrüsen der Säugethiere vergleicht, kappenartig den Kryptenschläuchen an. Auf Längsschnitten trifft man deren gewöhnlich drei, seltener zwei. Nun nimmt das vorher schwach cylindrische Epithel eine kubische Form an; die Falten verschwinden stellenweise vollständig. Der Härchensaum tritt in bedeutender Ausbildung auf.

Bei der Puppe, die die imaginale Färbung schon sehr deutlich erkennen lässt, also kurz vor dem Freiwerden des jungen Käfers, finden wir den Darm schon in der Gestalt, die er bei der Imago aufweist, d. h. alle Theile sind bereits vorhanden, wenn auch ihrer Form nach noch nicht voll entwickelt. Letzteres bezieht sich namentlich auf das beim Käfer cylindrische Epithel. Es ist nahezu kubisch, und die Falten fehlen fast ganz. Seine Kerne sind wenig gestreckt und liegen dann der Längsachse des Darmes parallel, oder rundlich. Der Kern liegt stets central. Zellgrenzen treten deutlich hervor. Härchensaum und Chitinmembran sind gebildet. Die Krypten reichen noch nicht über die äußere Längsmuskellage hinaus und ihr Inhalt hat sich noch nicht differenzirt. Die Muskulatur besteht aus einer sehr zarten inneren und kräftigen äußeren Längsmuskellage. Zwischen beiden liegt eine doppelte wohlentwickelte Ringmuskelschicht. Eine

strukturlose Haut, die bei der Larve den ganzen Mitteldarm umhüllt, fehlt ganz. Bindegewebe ist nur schwach entwickelt. In dieser Gestalt finden wir den Mitteldarm im Wesentlichen noch bei dem jungen Käfer. Der Darm während der Verdauung und seine weitere Specialisirung fällt nicht mehr in den Rahmen meiner Untersuchungen.

Enddarm.

Da dem Enddarm gleich dem Vorderdarm ein an der Ringklappe gelegener Imaginalring an der Grenze zum Mitteldarm zukommt (Fig. 25 *ime*), konnte man von vorn herein annehmen, dass die Erneuerung seines Epithels in derselben Weise von statten ginge, wie bei jenem gezeigt wurde. Thatsächlich aber verhält sich der Enddarm in dieser Hinsicht wesentlich anders und in seinen früher als End- und Afterdarm unterschiedenen Abschnitten ebenfalls wieder verschieden.

Betrachten wir zunächst den vorderen Abschnitt des Enddarmes, so finden wir während der Abstoßung des Mitteldarmepithels die embryonalen Zellen des Imaginalringes in lebhafter Vermehrung begriffen, während gleichzeitig das larvale Epithel in der Umgebung der Ringfalte und an dieser deutliche Spuren des Verfalls zeigt. An der Grenze zwischen den larvalen und embryonalen Zellen dringen Phagocyten in geringer Zahl in das alte Epithel ein, mit dessen Verfall die Bildung von Körnchenkugeln Hand in Hand geht. Die embryonalen Zellen ersetzen nun das alte Epithel in der Weise, dass sie sich unter dieses schieben und dessen Architektur genau wiederholen. Die Phagocyten ebnen ihnen dabei den Weg, indem sie das alte Epithel zerstören. Man findet stets an der Grenze zwischen neuem und altem Epithel Körnchenkugeln in um so größerer Zahl, je weiter die Zerstörung des Larvenepithels vorgeschritten ist. Diese erfolgt natürlich in der Richtung von vorn nach hinten. Das alte Epithel liegt dann dem jungen noch ungeordneten und mehrschichtigen Zellenstratum als ein fast gar nicht gefärbter Saum auf, der eine feinkörnige, dem gelben Körper ähnliche Masse darstellt, die das Lumen des Enddarmes jedoch nicht ausfüllt und die Struktur des alten Epithels in seinen Umrissen noch längere Zeit deutlich erkennen lässt. Kernreste sind in ihm niemals anzutreffen, da das alte Epithel stets erst dann durch das neue ersetzt wird, wenn seine Zellen den Kern verloren haben. So schreitet die Erneuerung unter fortwährender Zunahme der Körnchenkugeln, die schließlich in ungewöhnlich großer Zahl im Darmlumen, jedoch immer hinter dem neuen Epithel

angehäuft liegen, kontinuirlich bis zur Grenze nach dem Afterdarm hin vor, ohne dass ein Zustand erreicht würde, auf dem der Zusammenhang des Epithels unterbrochen ist. Die Falte (Fig. 31 *flt*), die bei der Larve in den Bereich des Enddarmes fiel, wird vollständig zerstört und nicht ersetzt. Ein solcher Ersatz ist von Seiten dieses Abschnitts auch nicht mehr nöthig, da der Afterdarm ihn bereits geliefert hat, noch bevor die Erneuerung des Enddarmes vollendet war.

Wenden wir uns nun zunächst zu den Umbildungen, die der Afterdarm während der eben geschilderten Vorgänge erfahren hat. Zu derselben Zeit, wo der Imaginalring seine Zellen gegen das alte Epithel vorzuschieben beginnt, finden wir am Afterdarm kleine Zellennester, deren Ausdehnung nach hinten zu allmählich abnimmt. Über die Herkunft dieser Nester kann kaum ein Zweifel bestehen, da sie ihrer Lage nach genau den Kernen entsprechen, die, wie oben angegeben, dem zarten protoplasmatischen Überzug der starken Chitinlamelle eingelagert sind (Fig. 31 *k*). Letztere hat sich von dem dünnen Protoplasmaschlauch vollständig abgehoben und liegt zerknittert und zerrissen im Darmlumen (*chl*). Hier bildet es später eine dunkle, äußerst harte Masse, die hauptsächlich aus Chitintrümmern besteht und das Schneiden des Darmes außerordentlich erschwert. In der Puppe findet man diese Trümmer nicht mehr vor, aber eine zarte Chitinmembran hat sich erhalten, die die Windungen und Falten der aus dem Körper entfernten genau wiederholt. Zweifellos stammt diese nicht von den Zellnestern (*emz*) ab, die sie gar nicht berührt. Wahrscheinlich aber bestand die larvale Chitinintima aus einer starken inneren und der genannten zarten äußeren Schicht. Am Larvendarm ließ sich jedoch diese Duplicität bei der festen Apposition beider Lagen nicht erkennen. Diese Chitinhaut der Puppe wird später resorbirt und verschwindet.

Die Inseln embryonaler Zellen (Fig. 31 *emz*) springen unter Vermehrung ihrer kleinen kugligen Kerne zunächst in das Lumen des Darmes vor, um sich erst später auf dem Wege mit einander in Verbindung zu setzen, der durch die protoplasmatische Verbindungsbrücke vorgezeichnet ist. So kommt es zur Bildung eines mehrschichtigen embryonalen Epithels, das zuletzt in der Nähe des Afters perfekt wird. Ich will hier gleich bemerken, dass eine vom After ausgehende Regeneration des Epithels nicht beobachtet wurde.

Aus dem bisher Gesagten geht hervor, dass es ein Stadium geben muss, auf dem der vordere Abschnitt in seiner ersten Hälfte gleich dem Afterdarm schon die Anlage des neuen Epithels aufweist,

während sich in seiner zweiten Hälfte das larvale Epithel noch erhält, und im entsprechenden Theil des Afterdarmes die Zellinseln erst ohne Kontinuität auftreten. Dieser eigenartige Zustand wird in der jungen Puppe beobachtet und lässt sich am schönsten auf Längsschnitten nachweisen. Bei der späteren Anordnung des Epithels bildet sich die Klappe (Fig. 32 *kl*) zwischen den beiden Enddarmabschnitten am Anfang des Afterdarmes, während sie bei der Larve dem vorderen Abschnitt angehörte.

Betrachten wir nun den Enddarm bei einer alten Puppe, wo er schon genau dieselbe Ausbildung zeigt, wie beim jungen Käfer, so finden wir, dass sich die Grenze zwischen den beiden Abschnitten äußerst scharf markirt (Fig. 32). Diese verschiedene Ausbildung des Epithels kann nicht befremden, wenn wir seine verschiedene Entstehung berücksichtigen. Das vom Imaginalring stammende Epithel, das dem vorderen Abschnitt angehört (*vep*), ist durch die ganz enorme Vergrößerung seiner Oberfläche ausgezeichnet, die durch eine weitgehende Zerschlitzung seiner Falten erreicht ist. Sie lässt sich durch Beschreibung und Abbildung nur unvollkommen wiedergeben, noch am besten mit der komplicirten Lobenlinie gewisser Ammoniten vergleichen. Die Kerne dieses Epithels sind sehr groß und haben die Neigung, sich nicht senkrecht zu der Oberfläche, sondern mehr parallel zur Längsachse ihrer Zotten einzustellen. Sehr viel kleiner und blasser sind die Kerne des Epithels, das dem hinteren Abschnitt des Enddarmes angehört (*hep*). Sie stehen fast durchweg senkrecht zur Oberfläche, die bei Weitem nicht so stark vergrößert ist, wie vorn. Den ganzen Enddarm kleidet eine beim jungen Käfer noch nicht sehr mächtige Chitinlamelle aus. Eine Basalmembran fehlt.

Die Muskulatur des Enddarmes verhält sich eben so, wie für den Vorderdarm angegeben wurde. Auch hier treten gegen Ende ihres Zerfalls, der nur relativ wenige Körnchenkugeln hervorbringt, Spindelzellen auf, die man zuweilen in größerer Anhäufung innerhalb der Körperflüssigkeit antrifft. Auch hier macht es die Lage der Spindelzellen unwahrscheinlich, dass sie von den Muskelkernen herzuleiten sind, wenn auch eine solche Auffassung mit Sicherheit nicht bestritten werden kann.

Schließlich sei noch über das Verhalten der Vasa Malpighii, die in den vorderen Enddarmabschnitt kurz vor dessen Übergang zum Mitteldarm einmünden, gesagt, dass sie während der Puppenruhe zwar einer Neubildung unterliegen, aber niemals ganz fehlen. Es scheint hier die Neubildung in dem Maße vorzuschreiten, als das

alte Zellenmaterial aufgelöst wird. Sicher findet die Neubildung nicht vom Epithel des Mitteldarmes aus statt, d. h. dessen Zellen sind nicht daran betheiligt. Die regenerirten Zellen unterscheiden sich von den alten durch höhere Färbbarkeit besonders ihres Kernes und Anfangs geringere Größe. Das regenerirte Gefäß zeigt fast immer mehr als fünf Zellen im Querschnitt, während beim alten selten mehr, sehr häufig aber weniger, als fünf Zellen angetroffen werden. Nach Karawaiew (98) haben die neuen Malpighi'schen Gefäße mit den imaginalen bei Lasius nichts zu thun, sondern bilden sich unter äußerst langsam vorschreitender Degeneration durchaus neu.

Zum Schluss sollen die Anschauungen einer kurzen Besprechung unterzogen werden, die sich andere Autoren über gewisse Erscheinungen während der Metamorphose des Darmes gebildet haben. Der Erste, der sich — abgesehen von älteren Forschern, die einzelne Erscheinungen, ohne sie näher erklären zu können, schon beobachtet und in Zusammenhang mit den inneren Umwälzungen während der Puppenruhe gebracht haben — mit der postembryonalen Entwicklung der Insekten eingehend und mit Erfolg beschäftigte, war Weismann (64). Der Gegenstand seiner Untersuchungen waren die Musciden. Da Weismann's (64) Arbeit grundlegend für alle folgenden Untersuchungen geworden ist, die sich mit diesem Gegenstand abgaben, verdient sie auch hier an erster Stelle berücksichtigt zu werden. Die Regeneration des gesammten Darmtractus während der Metamorphose ist dem genannten Forscher bekannt, wenn es ihm auch hinsichtlich der feineren Vorgänge besonders im Bereich des Mitteldarmes nicht gelang, näheren Aufschluss zu geben. So sind auch seine Deutungen manchen Irrthümern unterworfen und das kann nicht befremden, wenn man die unvollkommenen technischen Hilfsmittel jener Zeit in Betracht zieht. Es ist trotz widersprechender späterer Angaben, wie mir scheint, vollkommen richtig, wenn Weismann (64) angiebt, dass der Schlundkopf und Ösophagus zu einer molekularen Masse zerfallen, wobei nur das Hakengestell erhalten bleibt und mit der Larvenhaut abgeworfen wird. Wenigstens finde ich dies Verhalten auch bei Hydrophilus. Der gelbe Körper wurde irrthümlich für den Rest des Ösophagus und Proventriculus gehalten. Diese Deutung lag sehr nahe, weil Weismann (64) von der eigenthümlichen Abstoßung des Mitteldarmepithels noch keine Kenntnis hatte. Auch die Körnchenkugeln sind ihrem Wesen nach von ihm nicht erkannt worden; denn er vermuthete, dass es sich innerhalb derselben um eine freie Kern-

bildung handle. KOWALEWSKY (87) war es vorbehalten, im Anschluss an METSCHNIKOFF's Entdeckung, dass alle wandernden Mesodermzellen Nahrung aufzunehmen und zu verdauen im Stande seien, die Rolle klar zu erkennen, die die Körnchenkugeln bei der Histolyse übernehmen. Wenn WEISMANN (64) den Satz aufstellt, dass aus den Trümmern des Nahrungskanals, welche die Gestalt desselben im Allgemeinen beibehalten, sich der neue Darm aufbaut, so ist das, streng genommen, nach dem jetzigen Stande unseres Wissens nicht mehr richtig; denn nicht die Trümmer liefern die wiederaufbauenden Elemente, sondern diese überdauern den Zerstörungsprocess, um freilich die Reste der zerfallenen Zellen zum Aufbau ihres eigenen Körpers mit zu verwenden.

Das größte Verdienst der WEISMANN'schen Arbeit besteht sicher darin, die Aufmerksamkeit anderer Forscher auf das interessante Gebiet der postembryonalen Entwicklung gelenkt zu haben. Viele Erscheinungen sind seitdem klar erkannt worden, andere noch Gegenstand des Streites oder in ihrem Wesen noch immer räthselhaft.

Der Erste, der auf Grund weitgehender Untersuchungen an Dipteren, Lepidopteren, Hymenopteren und Coleopteren allgemeine Sätze über die inneren Umgestaltungen bei der Metamorphose aufstellte, war GANIN (76), dessen Arbeit im Original, weil russisch verfasst, leider noch nicht genugsam bekannt geworden ist. So viel steht aber fest, dass GANIN (76) die Neubildung des Darmes in allen wesentlichen Zügen schon richtig erkannt hat, wenn auch im Einzelnen manche seiner Angaben Berichtigungen erfahren haben.

Beginnen wir mit dem Vorderdarm, der nach WEISMANN (64) in seiner ganzen Ausdehnung der Zerstörung anheimfällt, wie auch GANIN (76) angiebt; doch sind letzterem Forscher die Imaginalzellen an der Grenze zum Mitteldarm schon bekannt und werden von ihm mit Recht als Neubildner für das Vorderdarmepithel angesehen. Während aber GANIN (76) diesen Imaginalring erst zu der Zeit sich bilden lässt, wo die Larve sich zur Verpuppung anschickt, findet ihn KOWALEWSKY (87) bereits an ganz jungen Larven. Mit seiner Beschreibung des vorderen und hinteren Imaginalringes stimmen auch meine Befunde an der Larve von Hydrophilus im Wesentlichen überein, wenn ich auch den hinteren Ring, den KOWALEWSKY (87) hinter der Einmündung der Vasa Malpighii fand, vor dieser und an der vorderen Enddarmklappe liegen sah. VAN REES (89) bestätigte das Vorhandensein der von KOWALEWSKY (87) entdeckten Imaginalringe, schrieb ihnen jedoch nicht eine so große Bedeutung bei, wie der

russische Forscher. Während nämlich KOWALEWSKY (87) den ganzen Ösophagus aus den imaginalen Zellen hervorgehen lässt, glaubt VAN REES (89), dass dessen Wandung zum größten Theil von dem alten Epithel gebildet werde, indem dessen Zellen durch wiederholte Theilungen zum kleinzelligen Theil des Ösophagus umgewandelt werden. Es scheint, als habe VAN REES (89) sich in diesem Punkt geirrt; wenigstens finde ich bei Hydrophilus dasselbe Verhalten, das KOWALEWSKY (87) bei Musca konstatirt. KARAWAIEW (98), dem genauere Daten über die Regeneration des Vorderdarmes fehlen, stellt das Vorhandensein eines vorderen Imaginalringes für Lasius flavus in Abrede. Thatsächlich scheinen für dessen Nachweis nicht überall so günstige Bedingungen vorzuliegen, wie für Musca und Hydrophilus: So spricht sich RENGEL (97) für Tenebrio molitor dahin aus, dass ein ringförmiger Regenerationsherd an der Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm, sowie zwischen diesem und dem Enddarm zwar vorhanden sei, aber morphologisch nicht scharf hervortrete. Von den Auffassungen, die sich die genannten Forscher über die Thätigkeit der Imaginalzellen gebildet haben, weicht VERSON (98) etwas ab: er betrachtet den vorderen und hinteren Imaginalring als einfache »Proliferationsstellen«, deren durch Theilung entstandene Zellen sich zu den vor ihnen gelegenen Schwesterzellen gleicher Abstammung gesellen, ohne sie jedoch zu verdrängen. Demnach bleiben also die alten Epithelzellen erhalten und die Zellen des Imaginalringes dienen nur dazu, Material für das Wachsthum des Ösophagus zu liefern. Folgerichtig hält nun auch VERSON (98) die Bezeichnung »Imaginalring« nicht für berechtigt, da dieser bei der Larve sich schon in derselben Weise thätig erweise, wie während der Metamorphose. Es bleibt dahingestellt, ob diese Auffassung VERSON's (98), die der von VAN REES (89) noch am nächsten kommt, ihre Bestätigung finden wird.

Auch über die Neubildung des Enddarmes lauten die Angaben verschieden. Nach KOWALEWSKY (87) wächst die imaginale Hinterdarmfalte erst dann nach hinten aus, wenn der ganze Enddarm der Zerstörung anheimgefallen ist. Die Vermuthung liegt nahe, dass KOWALEWSKY (87), in der Erwartung, beim Enddarm denselben Bildungsmodus vorzufinden, wie beim Vorderdarm, sich zu einem Irrthum habe verleiten lassen. Ich neige mich mehr der von VAN REES (89) ausgesprochenen Anschauung zu, der einen plötzlichen Zerfall in Abrede stellt. Vielmehr halte dieser mit dem Vorwärtswachsen der vom imaginalen Ring stammenden Zellen vollkommen gleichen Schritt, ohne dass eine Trennung der Kontinuität stattfinde.

Genau so verhält sich der Enddarm auch bei Hydrophilus. Wie sich die Phagocyten dabei verhalten, bleibt zweifelhaft. Während sie sich bei Hydrophilus stets an der Grenze zwischen dem alten und neuen Epithel vorfinden und, wie es scheint, nur die Kerne des alten Epithels oder doch nur geringe Bruchstücke derselben in sich aufnehmen, findet KARAWAIEW (98) bei Lasius überhaupt hier keine Phagocyten. Nach VERSON (98) behält der Enddarm von Bombyx mori zum größten Theil sein larvales Epithel bei; doch erfährt dies im Lauf der Metamorphose eine tiefe Umgestaltung. Er hält — und dies dürfte allgemein der Fall sein — die Betheiligung circumoraler und circumanaler Imaginalringe an der Regeneration für ausgeschlossen. Wenn VAN REES (89) eine solche für das Rectum in Anspruch nimmt, die von hinten nach vorn vorschreite, so wird eine derartige Angabe mit Vorsicht aufgenommen werden müssen. Darin aber muss ihm Recht gegeben werden, dass nicht der Imaginalring allein das gesammte Enddarmepithel in allen Fällen liefert. Für die Art der Neubildung des Rectum, wie ich sie an Hydrophilus feststellen konnte, scheint bisher kein Analogon bekannt zu sein. Alles in Allem kann man wohl annehmen, dass sich sowohl im Enddarm, wie im Vorderdarm in allen Fällen embryonale Zellen vorfinden, die als Mutterzellen für das imaginale Epithel fungiren, wenn sie auch nicht immer leicht nachzuweisen sind. Die Annahme, dass larvale Zellen, d. h. Zellen, die schon während der Larvenperiode einer bestimmten Funktion angepasst und dem entsprechend specialisirt waren, ohne vorherige Auflösung, sei es chemisch oder durch Phagocyten, in den Verband der imaginalen Zellen aufgenommen werden, nachdem sie nur eine morphologische Umgestaltung erfahren haben, ist meiner Ansicht nach verfehlt und dem wahren Sachverhalt nicht entsprechend.

Die Art der Abstoßung des Mitteldarmepithels während der Metamorphose ist weniger Gegenstand der Kontroverse. Im Einzelnen weichen jedoch die Autoren zuweilen von einander ab. Es wird von Niemand bestritten, dass der Mitteldarm sein Epithel als Ganzes abwirft, und auch über die einleitenden Vorgänge, wie Kontraktion der Muskulatur etc. herrscht kaum eine Meinungsverschiedenheit. Anders liegt die Sache schon hinsichtlich der Epithelmutterzellen. WEISMANN (64) noch unbekannt und wenigstens da, wo sie die Gestalt von Blindsäcken haben, von vielen älteren Forschern für Drüsen gehalten, so noch von FRENZEL (86), wies zuerst GANIN (76) ihre Beziehungen zu dem jungen Epithel nach. Indessen lautet sein Urtheil dahin, dass die Epithelmutterzellen erst beim Beginn der Abstoßung

des Larvenepithels gebildet werden, dasselbe Verhalten, das er auch für die Imaginalringe der anderen Darmabschnitte konstatirte. KARAWAIEW (98) fand dagegen bei Lasius, und das Gleiche gilt für Hydrophilus und wahrscheinlich alle Insekten, diese Imaginalzellen schon bei dem älteren Embryo. So sahen VERSON (98) und RENGEL (97) die imaginalen Zellen schon bei der Larve vorgebildet, und ich bin sicher, dass sie sich, wenn vielleicht noch nicht beim alten Embryo, doch schon bei der jüngsten Larve nachweisen lassen. An ihrer ektodermalen Natur kann nicht gezweifelt werden, wenn man überhaupt die Abstammung des Mitteldarmepithels von diesem Keimblatt anerkennt. Wenn KOROTNEFF (85) zu einer abweichenden Anschauung gelangt, indem er die Kryptenzellen als Mutterzellen der »eigenartigen Drüsen« ansieht und das neue Epithel von einwandernden amöboiden Zellen herleitet, so kann dies nicht sehr befremden, wenn man die Ansicht dieses Forschers über die Natur des larvalen Darmepithels als »Dotterschollen« kennt. Weniger verständlich erscheint es und fordert zur Kritik heraus, wenn ANGLAS (98) in neuester Zeit das imaginale Epithel des Mitteldarmes nicht vom embryonalen Entoderm, sondern vom Mesoderm abstammen lässt.

Hinsichtlich jener Zellenmasse, welche nach KOWALEWSKY (87), VAN REES (89), RENGEL (97) und meinen Studien an Hydrophilus zuerst zwischen dem alten Epithel und der Muskulatur auftritt und später ganz oder zum Theil ins Lumen des Darmes gelangt und verdaut wird, lässt sich mit RENGEL (97) behaupten, dass sie aus mesodermalen Zellen besteht, die theils dem Fettkörper, theils dem Blut entstammen. Bei Hydrophilus geräth aber nur ein geringer Theil dieser Zellen zwischen das alte und neue Epithel. Dass bei Tenebrio molitor hierin ein abweichendes Verhalten vorliegt, erklärt sich zur Genüge aus der verschiedenen Art der Epithelneubildung bei beiden Thieren. Im Übrigen bilden bei Hydrophilus wohl dieselben Elemente die Umhüllung des einer Cystenhülle entbehrenden gelben Körpers, wie bei Tenebrio.

Die Zerstörung und der Wiederaufbau der Muskulatur ist verschieden beurtheilt worden. KOWALEWSKY (87) stellt die Zerstörung allein auf Rechnung der Phagocyten, deren Thätigkeit er sehr genau und richtig beschreibt. VAN REES (89) schreibt den Phagocyten dieselbe Rolle zu. Dagegen findet RENGEL (97) in der Muskulatur keine typischen Körnchenkugeln, sondern schreibt den Verfall derselben chemischen Processen zu. DE BRUYNE (98) sieht (nicht für Tenebrio, aber) für Musca, Bombyx, Forficula, Phryganea, Notonecta und Nepa

das Sarkoplasma als Sitz der Hauptthätigkeit an. Erst wenn dies die Fibrillen in sich aufgenommen habe, schafften die Leukocyten die Reste fort. Die erste Erscheinung bezeichnet er als »autophagocytose musculaire«, während letztere als die gewöhnliche Phagocytose betrachtet werden müsse. Auch Nötzel (98) unterscheidet einen chemischen Process von dem darauf folgenden der Verdauung durch Phagocytosen. Letzterer Process sei bei den Musciden als nebensächliche Erscheinung aufzufassen. Nach Verson (98) ist vornehmlich die fibrilläre Substanz dem Zerfall ausgesetzt, die von einer trüben granulösen Plasmamasse mit zahlreichen Kernen umgeben ist. Dies scheint de Bruyne (98) bis zu einem gewissen Grade zu bestätigen, um so mehr, als auch er (Verson) das erst spätere Eingreifen der Phagocyten beobachtet. Welchen Antheil das Sarkoplasma oder die Leibesflüssigkeit an der Zerstörung der Muskeln haben, muss zunächst dahingestellt bleiben. Dass ein chemischer Vorgang aber die Thätigkeit der Phagocyten vorbereitet oder auch letztere nach Rengel (97) ganz fortfällt, lässt sich nicht gut in Abrede stellen. Auch bei Hydrophilus kommt dies Verhalten zur Beobachtung.

Die Herkunft der Zellen, aus denen sich die Muskulatur neu bildet, ist noch ein ungelöstes Räthsel. Ganin (76) nimmt an, dass die Kerne des alten Sarkolemmas erhalten bleiben. van Rees (89) glaubt die Muskeln des neuen Mitteldarmes »von Zellen herleiten zu müssen, die zeitweilig den imaginalen Inselchen von außen angeschmiegt liegen und sich zu der Zeit von den Epithelzellen nicht oder kaum unterscheiden lassen«. de Bruyne (98) schließt sich in so fern an Ganin (76) an, als er von Bombyx angiebt, dass sich die Muskeln, wie er wörtlich sagt, »au dépens de résidus nuclées« aufbauen. Auch Rengel (97) meint, dass die Muskelkerne erhalten bleiben. Ich kann mich dieser Anschauung nicht anschließen; denn bei Hydrophilus werden die Kerne theils, wie sich deutlich nachweisen lässt, in derselben Weise von Phagocyten verzehrt, wie Kowalewsky (87) angiebt, theils verschwinden sie unter Verlust ihrer Tinktionsfähigkeit allmählich. Verson (98) beobachtete dieselben Spindelzellen, die ich deutlich nur in der Umgebung des Vorder- und Enddarmes nachweisen konnte und die während des Zerfalls der alten Muskulatur erscheinen. Gleich ihm halte ich es für am wahrscheinlichsten, dass ein genetischer Zusammenhang vorliegt zwischen den Kernen der alten und der imaginalen Muskulatur, wenngleich ihr eigenthümliches Auftreten am Vorderdarm dagegen zu sprechen scheint. Dabei handelt es sich aber möglicherweise um

eine sekundäre Verschiebung, die sich aus den energischen Bewegungen während der Abtödtung erklären dürfte. Gegen die Möglichkeit, dass sich zwischen der Muskulatur vereinzelte Embryonalzellen erhalten, lässt sich nichts einwenden, wenn auch der direkte Nachweis nicht geführt werden konnte.

Berlin, im März 1900.

Litteraturverzeichnis.

J. Anglas, Sur l'histolyse et l'histogénèse du tube digestif des Hyménoptères pendant la métamorphose. C. R. Soc. Biol. Paris (10). Tome V. 1898.

Ayers, On the development of Oecanthus niveus and its parasite Teleas. Mem. Boston Soc. nat. Hist. Vol. III. No. 7. 1884.

Balfour, Handbuch der vergl. Embryologie. Übers. von Dr. B. Vetter. Jena 1880.

Bizzozero, Über die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. Arch. Mikr. Anat. 1893. Bd. XLII.

Bobrezky, Über die Bildung des Blastoderms und der Keimblätter bei Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XXXI. 1878.

Cholodkowsky, Die Embryonalentwicklung von Phyllodromia (Blatta) germanica. Mém. Acad. St. Pétersbourg. (7). Tome XXXVIII. Nr. 5. 1891.

C. de Bruyne, Recherches au sujet de l'intervention de la phagocytose dans le développement des Invertébrés. Arch. Biol. Tome XV. p. 181—300. Tome VII—XI.

Dohrn, Zur Embryologie der Arthropoden. Centralbl. für d. med. Wissensch. Nr. 54. Berlin 1866.

Dohrn, Notizen zur Kenntnis der Insektenentwicklung. Diese Zeitschr. Bd. XXVI. 1. Heft. 1876.

J. Frenzel, Einiges über den Mitteldarm der Insekten, sowie über Epithelregeneration. Arch. Mikr. Anat. Bd. XXVI. 1886.

Ganin, Über das Darmdrüsenblatt der Arthropoden. Warschauer Universitätsberichte. Bd. I. 1884. (Russisch.)

Ganin, Materialien zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Insekten. Warschau 1876. — Arbeiten der 5. Versammlung russischer Naturforscher und Ärzte.

Giardina, Sul significato morfologico del labro superiore degli insetti. Estratto dal Monitore Zoologico Italiano. Anno X. No. 7. 1899.

Graber, Vergleichende Studien über die Keimhüllen und die Rückenbildung bei Insekten. Denkschr. Akad. d. Wiss. Bd. LV. Wien 1888.

Graber, Vergleichende Studien über die Embryologie der Insekten und insbesondere der Musciden. Denkschr. Akad. d. Wiss. Bd. LVI. Wien 1889.

Graber, Vergleichende Studien am Keimstreif der Insekten. Ebenda. Bd. LVII. Wien 1890.

GRABER, Beiträge zur vergleichenden Embryologie der Insekten. Denkschr. Akad. d. Wiss. Bd. LVIII. Wien 1891.

GRASSI, Intorno allo sviluppo delle api nell' uovo. Atti Acad. Gioen. Scienz. Nat. Catania (3). Vol. XVIII. 1884.

HATSCHEK, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Jen. Zeitschr. für Naturwiss. Bd. XI. 1877.

HEIDER, Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus L. I. Theil. Jena 1889.

O. u. R. HERTWIG, Die Cölomtheorie. Jena 1881.

HEYMONS, Die Segmentirung des Insektenkörpers. 1895.

HEYMONS, Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung. Jena 1895.

KARAWAIEW, Die nachembryonale Entwicklung von Lasius flavus. Diese Zeitschr. Bd. LXIV. 1898.

KOROTNEFF, Die Embryologie der Gryllotalpa. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.

KOROTNEFF, Zur Entwicklung des Mitteldarmes bei den Arthropoden. Biolog. Centralbl. Bd. XIV. Nr. 12. 1894.

KOWALEWSKY, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. St. Pétersbourg (7). Bd. XVI. Nr. 12. 1871.

KOWALEWSKY, Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Diese Zeitschr. Bd. XLV. 1887.

LÉCAILLON, Recherches sur l'oeuf et sur le développement embryonnaire de quelques Chrysomélides. Paris 1898.

LEYDIG, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt 1857.

MAYER, Über die Ontogenie und Phylogenie der Insekten. Jen. Zeitschr. für Naturw. Bd. X. 1876.

MEINERT, Om Mundbygningen hos Insecterne. Saertryk af översigt over det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger 1897.

NÖTZEL, Zur Kenntnis der Histolyse. Arch. Path. Anat. Bd. CLI. 1898.

NUSBAUM, Die Entwicklung der Keimblätter bei Meloe proscarabaeus. Marsham. Biol. Centralblatt. Bd. VIII. Nr. 15. 1888.

PATTEN, The Development of Phryganids with a preliminary note on the Development of Blatta germanica. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXIV. 1884.

PATTEN, Studies on the Eyes of Arthropods. Journ. of Morphol. Vol. II. 1888.

RABITO, Sull' origine dell' intestino medio nella Mantis religiosa. Palermo 1898.

RENGEL, Über die Veränderungen des Darmepithels bei Tenebrio molitor während der Metamorphose. Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1897.

RENGEL, Über die periodische Abstoßung und Neubildung des gesammten Mitteldarmepithels bei Hydrophilus, Hydrous und Hydrobius. Diese Zeitschr. Bd. LXIII. 1898.

RITTER, Die Entwicklung der Geschlechtsorgane und des Darmes bei Chironomus. Diese Zeitschr. Bd. L. 3. Heft. 1890.

SAVIGNY, Mémoires sur les animaux sans vertèbres. 2. Mém. p. 40—41. 1816.

SCHIEMENTZ, Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. Bonn 1883.

SCHWARTZE, Zur Kenntnis der Darmentwicklung bei Lepidopteren. Diese Zeitschr. Bd. LXVI. 3. Heft. 1899.

TICHOMIROFF, Über die Entwicklungsgeschichte des Seidenwurms. Zool. Anz. Nr. 20. 1879.

TICHOMIROFF, Zur Entwicklungsgeschichte von Bombyx mori. Arb. Labor. Zool. Mus. Moskau 1882. (Russisch.)

Tichomirowa. Zur Embryologie von Chrysopa. VIII. russ. Naturf.-Vers. St. Petersburg 1890. Ref. im Biol. Centralbl. Bd. X. Nr. 13, 14. 1890.

Tichomirowa, Sur l'histoire du développement de Chrysopa perla. Congr. intern. d. Zool. 2. Session à Moscou. Part. I. 1892.

Vangel, Beiträge zur Anatomie, Histologie und Physiologie des Verdauungsapparates des Wasserkäfers Hydrophilus piceus. 1886.

van Rees, Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von Musca vomitoria. Spengel's zoolog. Jahrbücher. Abth. für Anat. Bd. III. 1889.

van Gehuchten. Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de la Ptychoptera contaminata. La Cellule. Tome VI. 1890.

Verson, Zur Entwicklung des Verdauungskanals beim Seidenspinner. Zool. Anz. Bd. XXI. 1898.

Voeltzkow, Entwicklung im Ei von Musca vomitoria. Arb. Zool.-Zoot. Inst. Würzburg. IX. 1889.

Voeltzkow, Melolontha vulgaris. Ein Beitrag zur Entwicklung im Ei bei Insekten. Ebenda. Bd. IX. 1889.

Weismann, Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an Musca vomitoria und Sarcophaga carnaria. Diese Zeitschr. Bd. XIV. 1864.

Wheeler, The Embryology of Blatta germanica and Doryphora decemlineata. Journ. of Morph. Vol. III. No. 2. 1889.

Will, Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. Zool. Jahrb. Abth. für Anat. und Ontog. Bd. III. 1888.

Witlaczil, Entwicklungsgeschichte der Aphiden. Diese Zeitschr. Bd. XL. 4. Heft. 1884.

Erklärung der Abbildungen.

Zeichenerklärung:

a, Antenne;
al, *alm*, äußere Längsmuskellage;
am, Amnion;
arm, äußere Ringmuskellage;
a und *b*, zwei Formen von Regenerationskrypten des Mitteldarmes;
blz, Blutzellen, Leukocyten;
bm, Basalmembran;
cl + *lr*, Anlage von Clypeus und Labrum;
cep, Kryptenepithel;
chl, Chitinlamelle;
dk, Dotterkerne;
ec, Ektoderm;
ed, Enddarm;
eep, Enddarmepithel;
em, Epithelmutterzellen;
emz, Epithelmutterzellen des Afterdarmes;
ep, Epithel;
ez, Vorderdarmimaginalring;
fbg, faseriges Bindegewebe;
flt, hintere Enddarmklappe;
gf, Anlage des Ganglion frontale;
gl, Grenzlamelle;
h, Hypopharynx;
hl, hintere Mitteldarmlamelle;
hs, Härchensaum;
iep, junges Epithel;
il, innere Längsmuskellage;
ime, proctodäaler Imaginalring;
irm, innere Ringmuskellage;
k, embryonaler Kern des Afterdarmes;
kk, Körnchenkugeln;

hl, hintere Enddarmklappe;
lb, Labium;
lbr, *lr*, Labrum;
lm, Längsmuskulatur;
lsp, Lage der eingewanderten Mesodermzellen;
m, Mentum;
mb, Mesoderm;
md, Mandibel;
mda, Mitteldarm;
mep, Mitteldarmepithel;
mp, Vas Malpighii;
mx_1, Maxille des ersten Paares;
mx_2, Maxille des zweiten Paares;
o, Mund;
pl, vordere Klappe des Enddarmes;
pr, Anlage des Proctodäums;
rm, Ringmuskulatur;
rw, vorübergehende Ringwallbildung;
se, Serosa;
smb, strukturlose Membran;
sm, Submentum;
st, Stomodäum;
tp, Tunica propria (Basalmembran);
tr, Tracheen;
vl, vordere Mitteldarmlamelle;
vz, Zellen verschiedener Herkunft.

Tafel VIII—X.

Fig. 1—10 beziehen sich auf Hydrophilus. Fig. 1—8 auf die normale. Fig. 9 bis 10 auf die Nebenform.

Fig. 1—7 stellen auf einander folgende Entwicklungsstadien dar von der Anlage der Mundwerkzeuge bis zu deren Entwicklung beim Embryo vor dem Ausschlüpfen.

Fig. 8. Kopf einer jungen Larve, die Mundgliedmaßen in ihrer definitiven Ausbildung zeigend.

Fig. 9 und 9*a* stellen zwei verschiedene embryonale Köpfe der Nebenform von Hydrophilus dar. Fig. 9 entspricht der Fig. 2 dem Alter nach. Fig. 9*a* der Fig. 4.

Fig. 10. Kopf einer jungen Larve der Nebenform von Hydrophilus.

Fig. 11—14 beziehen sich auf Dytiscus.

Fig. 11—13. Auf einander folgende Embryonalstadien bis zur Bildung des Labiums.

Fig. 14. Junge Larve von Dytiscus.

Alle weiteren Figuren beziehen sich auf Hydrophilus.

Fig. 15. Sagittalschnitt durch das vordere Ende eines Embryos zur Zeit der ersten Anlage der Vorderdarmeinstülpung (*st*), die sich in das darunter liegende Mesoderm (*mb*) einschiebt.

Fig. 16. Sagittalschnitt lateral von der Medianen durch den vorderen Theil eines älteren Embryos. An dem vertieften Stomodäum sieht man die auswachsende Mitteldarmlamelle (*vl*) und den mechanisch verursachten Ringwall (*rw*) angeschnitten. Das Mesoderm hat sich von der hinteren Wand des Stomodäums (*st*) zurückgezogen.

Fig. 17. Die Öffnung des Vorderdarmes liegt frei ohne Grenzlamelle gegen den Dotter vor. Medianer Sagittalschnitt, auf dem schon die ventrale Vereinigung der Mitteldarmlamellen getroffen ist.

Fig. 18. Sagittalschnitt in der Medianebene eines jugendlichen Embryos. Die Anlage des Proctodäums ist frei von Mesoderm und noch gegen den Dotter geschlossen.

Fig. 19. Sagittalschnitt durch das hintere Ende eines älteren Embryos, etwas lateral. Die Mitteldarmlamelle ist bei *hl* angeschnitten; eine Grenzlamelle gegen den Dotter fehlt.

Fig. 20. Älterer Embryo als Fig. 19. Der Schnitt ist noch mehr lateral geführt, so dass die Vasa Malpighii getroffen sind (*mp*). Die hintere Mitteldarmlamelle lässt zwei Reihen von Kernen erkennen.

Fig. 21. Querschnitt eines noch mehr vorgeschrittenen Stadiums. Das Proctodäum ist noch getroffen (*pr*) und zeigt seinen Zusammenhang mit den beiden Lamellen (*hl*, *hl*).

Fig. 22. Querschnitt durch dasselbe Stadium, nur weiter nach vorn. Das Proctodäum ist nicht mehr getroffen, nur noch die schmalen Enden der beiden Lamellen (*hl*, *hl*).

Fig. 23. Längsschnitt durch die Wand des Mitteldarmes eines alten Embryos. Die Epithelmutterzellen sind bereits gebildet (*em*).

Fig. 24. Querschnitt durch den vorderen Abschnitt des Enddarmes einer Larve nach der zweiten Häutung. Das Epithel gleicht dem der jungen Larve noch sehr.

Fig. 25. Sagittalschnitt durch die Grenze zwischen Mittel- und Enddarm bei einer ganz jungen Larve. Der Dotter (gelb) ist noch nicht resorbirt. Der Imaginalring für den Enddarm ist (bei *ime*) deutlich zu erkennen.

Fig. 26. Schnitt durch die Ringklappe am Ende des Vorderdarmes einer halb erwachsenen Larve. Der Imaginalring (*ez*) ist sehr deutlich.

Fig. 27. Längsschnitt durch den Mitteldarm einer fressenden Larve in normalem Zustand. Die Epithelmutterzellen haben zur Bildung von Blindsäckchen (*a* und *b*) Veranlassung gegeben, in deren Tiefe sie liegen.

Fig. 28. Längsschnitt durch den Darm einer Larve vor der Verpuppung während der Epithelregeneration. Das junge Epithel (*iep*) ist in der Bildung begriffen, das alte (*ep*) ist abgeworfen.

Fig. 29. Längsschnitt durch den Darm einer alten Larve kurze Zeit vor dem Eintritt ins Puppenstadium. Das neue Epithel bildet eine Lage dicht gedrängter Kerne (*iep*), die keine regelmäßige Anordnung erkennen lassen.

Fig. 30. Querschnitt durch den Enddarm desselben Thieres, wie Fig. 24, etwas weiter nach hinten. Das Epithel ist schon erheblich verändert.

Fig. 31. Längsschnitt im Bereich der hinteren Klappe an der Grenze zwischen vorderem und hinterem Enddarmabschnitt. Der vordere hat noch sein altes Epithel (*eep*), der Afterdarm zeigt die Anfänge der Imaginalinseln (*emz*).

Fig. 32. Längsschnitt durch dieselbe Region, wie Fig. 31, nach der Neubildung des gesammten Epithels und der Muskulatur bei der Puppe am 20. Tage. *v* bedeutet vorn, *h* hinten.

Studien zur Entwicklungsgeschichte der Leptodora hyalina Lillj.

Von

Max Samter.

(Aus dem zoologischen Institut in Berlin.)

Mit Tafel XI—XVI.

Die vorliegende Arbeit fügt ein neues Glied jenen Arbeiten hinzu, welche auf dem Wege der ontogenetischen Untersuchung Aufschlüsse für die Genealogie des Cladocerenstammes zu geben bestrebt sind. Sie reiht sich somit jenen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an, welche GROBBEN (1) mit seiner bekannten Moina-Arbeit begann, und welche, bis in die letzten Jahre fortgesetzt, auch heute kaum als völlig abgeschlossen zu betrachten sind.

CLAUS (2) sagt in seinem Werke über das Crustaceensystem: »Ein Fortschritt ist möglich, sobald wir unsere Spekulation in den engen Grenzen des Erreichbaren von dem reichen Schatze thatsächlicher Erfahrungen leiten lassen, fern von dem Wahn, in kühnem Fluge der Ideen das Ziel erreichen zu können, dem uns nur ausdauernde Arbeit langsam und allmählich näher führen kann.«

Da nun aus dem in diese vorliegenden stammesgeschichtlichen Fragen sich vertiefenden Arbeitscyklus einige Anschauungen ohne ontogenetische Untersuchung noch der Hauptstütze entbehren, und die Kontroversen daher Kontroversen bleiben, so sei der Ausspruch von CLAUS Kommentar dieser neuen Arbeit, welche es sich im Speciellen zur Aufgabe stellt, die verwandtschaftlichen Beziehungen der Leptodora hyalina Lillj. zu den übrigen Cladocerengruppen auf ontogenetischem Wege klar zu stellen.

In kurzen Andeutungen gebe ich einen Abriss von dem Wege, welchen die Forschung zu den ontogenetischen Cladocerenuntersuchungen hinleitet. Ausgangspunkt bilden die Erkenntnisse, welche

in den Arbeiten von Fr. Müller (3) enthalten sind, in so fern sie auf die Entomostraken zunächst das Hauptaugenmerk lenken, von denen genealogische Aufschlüsse über unsere Krebsfauna zu erlangen wären. Vor ihm sind die in großer Anlage unternommenen Versuche, das genealogische Gebäude des Crustaceenstammes aufzuführen, spielende Unternehmen, da ohne Erkenntnis der Bedeutung des Nauplius die gesicherte Basis für die Speculation fehlt, und die unzeitgemäß gestellte Aufgabe daher der Wichtigkeit einer besonderen Berücksichtigung der Entomostraken sich noch nicht zur Genüge bewusst ist. Erst mit der Erkenntnis, dass im Nauplius eine in der Entwicklung der Entomostraken sowie der Malakostraken wiederkehrende Entwicklungsform gegeben sei, nahm nach der Eliminirung der Dohrn'schen (4) Anschauung, dass die Zoëaform als Entwicklungsstufe auch auf die Entomostraken zu übertragen sei, die eigentliche Cladocerenforschung ihren Weg.

Zunächst werden auf Grund detaillirter, feinster Untersuchungen morphologischer Art, welche theils erst vorgenommen, oder auf welche zurückgegriffen wird (5), die Argumente für die ersten begründeten Thesen gegeben, welche ihre Beweiskraft im Grunde nur aus dem die Zeit beherrschenden Darwinismus herleiten. Sofern diese Arbeiten aber bereits auf die feinsten und genauesten Detailuntersuchungen ihre Deduktionen beziehen, bringen sie für die kommende Forschung auch ohne eingehendere ontogenetische Nachprüfung im besten Sinne exakte und wohl fundirte Thesen und nehmen die allgemeine Erkenntnis, welche spätere Zeit in ontogenetischer Untersuchungsmethode wiederfindet, vorweg. Zunächst weist Claus (6) nach, dass das Abdomen der Daphniden und Lynceiden den Estheriden gegenüber einen vereinfachten und seiner ursprünglichen Gliedmaßenanlage verlustig gegangenen Körpertheil bedeute. Das Fehlen der Abdominalextremitäten bei den Daphniden und Lynceiden wird als ein sekundärer Verlust erkannt, diejenigen Cladoceren, welche im Mittelleib sechs Beinpaare tragen, eben so wie Eurycercus lamellatus unter den Lynceiden und wie Sida werden gleichsam als Zwischenformen zwischen die fünf Beinpaare tragenden Daphniden und zwischen die Estheriden gestellt, zumal noch auf die geringere Krümmung der Abdominalsegmente dieser Formen hingewiesen werden kann, und somit die Estheriden mit ihren zahlreichen Beinpaaren als der am wenigsten differenzirte Typus, gleichsam als Ausgangsform der Cladocerenorganisation, gedeutet; und in der Arbeit über die genealogische Grundlage des Crustaceensystems werden von Claus die Cladoceren

von Jugendformen der Estheriden ausdrücklich abgeleitet. In der weiteren Ausführung dieser ersten orientirenden Deutung scheiden sich die Wege, und zwar treten Claus (6) und Weismann (7) in Kontroverse. Es handelt sich um die Stellung der einzelnen Cladocerengattungen zu einander. Die Extremitätenbildung des Phyllopodenbeines wird zum Hauptargument. Nach einer monographischen Behandlung der Leptodora hyalina tritt Weismann auf der Wiesbadener Naturforscher-Versammlung 1874 mit dem Satze hervor: Die Leptodorinen sind an die unterste Wurzel des Cladocerenstammes zu verweisen! Die Bildung der Schale und die Körpergliederung seien ausschlaggebende Beweismittel, und die mit der Verkürzung des Körpers abnehmende Zahl und Modifikation der Gliedmaßen bilden die Detaillirung dieser Beweise. Die Claus'sche Argumentik, welche zu dem entgegengesetzten Resultate kommt, geht von der Voraussetzung aus, dass das Urbild der Cladocerenextremität in einer zweiästigen Fußanlage zu suchen sei, und aus diesem Grunde alle Modifikationen dieser typischen Form erst sekundär erworben wären. Sofern die phyletische Beziehung der Cladoceren zu den Branchiopodiden zu Recht besteht, ist auch das Postulat der Zweiästigkeit für die primitive Cladocerenextremität ein unumgängliches. Und Claus kommt daher zu dem Ergebnis, dass die Einästigkeit der Leptodora-Extremität, die bereits bei allen sechs Thorakalbeinen zur Durchbildung gelangt sei, wegen ihres absoluten Mangels irgend einer Andeutung der ursprünglichen Form gegenüber der Zweiästigkeit, wie sie am Daphnidenbein, und zwar am schärfsten an der zweiten Thorakalextremität, sich widerspiegelt, ein Hinweis auf das sekundär Modifizirte der Leptodora bedeute. Wegen der Gleichartigkeit der einzelnen Extremitätenpaare unter einander und wegen der Übereinstimmung derselben mit denen der Estheriden werden die Sidinen als Ausgangspunkt für die Cladoceren genommen und als vermittelnde Brücke zwischen diese und die Branchiopodiden gesetzt. Für die Leptodorinen aber ergiebt sich auf Grund der bis zum äußersten Extrem durchgeführten Umgestaltung der primären zweiästigen Extremitätenform der Phyllopoden nach Claus die unabweisbare Konsequenz, dass die von Weismann verfochtene Auffassung der Leptodora als einer Art Ur-Daphnide, die als Ausgangspunkt zur Ableitung des Cladocerenorganismus dienen könne, unhaltbar sei.

Ich habe die beiden vorliegenden Anschauungen in dem Kern ihrer Kontroverse gegeben, um hieran anschließend in kurzer kritischer Gegenüberstellung des Für und Wider in dieser Streitfrage die

Nothwendigkeit einer ontogenetischen Beweisführung am schärfsten zum Ausdruck zu bringen, ohne welche weder die eine noch die andere Partei direkt widerlegt werden kann. Sofern speciell bei Leptodora unumgänglich als primitiv zu deutende Charaktere persistiren, lässt auch die längsgestreckte Form mit gleichem Rechte, wie sie CLAUS bezüglich des langausgezogenen Abdomens als sekundäre Erscheinung deutet, auf eine ursprünglich überkommene Eigenschaft schließen. Denn, während bei den Daphniden bereits in den den Metanauplien der Branchiopodiden gleichenden Entwicklungsstadien die Verkürzung des Abdomens zum Ausdruck kommt, weist der Metanauplius der Leptodora ein dem Metanauplius von Apus äquivalentes abdominales Gebilde auf, dem nur die Extremitätenanlagen fehlen. Ein fester Stützpunkt aber dafür, dass dieser Metanauplius mit diesen Organisationsverhältnissen sich als typisch und ursprünglich deuten ließe, liegt im Vorhandensein seiner sechs Thorakalextremitäten gegenüber dem gänzlichen Fehlen jeder Anlage für das sechste Thorakalbein bei den Daphniden. Da nun dem nur rudimentär ausgebildeten sechsten Fuß der ausgewachsenen Leptodora kaum eine physiologische Rolle zukommt, so wäre aus dem Vorhandensein dieses Extremitätenrudiments eine direkte Ableitung der Leptodora aus dem typischen Daphnidenbau ohne Weiteres kaum verständlich, jedenfalls eine so enge Beziehung, wie sie nach CLAUS zwischen der Leptodora und den Daphniden bestehen müsste, kaum anzunehmen, wenn sich nicht in der Ontogenie der Leptodora ausgesprochen Daphniden-ähnliche Charaktere finden ließen. Am besten dokumentirt die Persistenz alter Charaktere eben der von SARS (8) bei der Wintergeneration nachgewiesene Metanauplius, welcher allein der Gattung Leptodora zukommt, indem er als solcher bereits das Ei verlässt. Er besitzt noch den ruderförmigen Tasterantheil an der Mandibel, der in der Daphnidenentwicklung geschwunden ist, ihm fehlt hingegen in diesem Entwicklungstadium die Schale noch gänzlich, die sich bei den Daphniden bereits entsprechend der ausgebildeten Form zeigt, und schließlich weist er noch das Naupliusauge auf, welches in der Daphnidenentwicklung gänzlich in Wegfall gekommen ist. Für die Deutung im WEISMANN'schen (7) Sinne wäre ferner auf den Ursprung des Ruderantennennervs der Leptodora hinzuweisen, der ausgesprochener, als es bei den Daphniden der Fall ist, fast völlig mit den Verhältnissen übereinstimmt, die sich bei der von KLUNZINGER (9) beschriebenen ägyptischen Estherie finden. Bei den Daphniden sind die Ovarien aus dem Abdomen in Folge

der Verkürzung desselben sekundär in die vorderen Körperpartien verlagert; hinsichtlich der Lage der Ovarien der Leptodora ist es desshalb die natürlichste Deutung, wie dieses auch CLAUS zugiebt, ein von ursprünglichen Lagerungsverhältnissen direkt überkommenes Verhalten anzunehmen. Stände nicht bei der Persistenz der erwähnten typischen Charaktere zu erwarten, eine den Daphniden ähnliche Lage in den Leptodora-Larven wiederzufinden, wenn Leptodora auf dem Umwege über die Daphniden-Organisation entstanden sei? Wenn aber die Ovariallage bei Leptodora eine ursprünglich vererbte ist, wie verhält es sich alsdann mit der von CLAUS angenommenen sekundären Streckung des Abdomens bei den Leptodorinen? Zieht man ferner in Erwägung, dass die Vielgestaltigkeit der Extremitätenbildung, wie sie einerseits unter den einzelnen Phyllopodengruppen, andererseits unter den verschiedenen Extremitätenpaaren ein und derselben Form zu verzeichnen ist, auf eine bedeutende Variationsfähigkeit zur Zeit der ersten Herausdifferenzirung der einzelnen Phyllopodengattungen schließen lässt, und kommt hierzu in Betracht, dass die Gestaltbildungen der Cladocerenextremitäten mit ihren Anhängen aus der zweiästigen Extremität einen komplicirteren Bildungsgang und dem zufolge eine längere Entwicklungszeit in Anspruch nehmen mussten als das Rudimentwerden des einen Astes bei der Leptodora-Extremität, welche auch nicht eine Spur einer jener epipodialen Cladocerenanhänge besitzt, so wird die Argumentik, auf welche die Anschauung von CLAUS sich stützt, in ihrem Werthe stark zurückgesetzt, und es erhebt sich die Frage, ob gegenüber der CLAUSschen These die von WEISMANN verfochtene nicht zu Recht besteht. Dann würden wir mit WEISMANN (10) nach der Gliederung des Körpers und der Bildung der Schale zu systematisiren haben, und die Daphniden zusammen mit den Ostracoden als zwei Endpunkte der Entwicklung, Leptodora aber wegen der scharfen Sonderung des Körpers in Kopf, Brust, Bauch, ihres viergliederigen Abdomens und ihrer flachen, napfförmigen Schale als Ausgangspunkt zu betrachten haben. So stehen sich zwei Deutungen gegenüber, morphologische Vergleiche und Folgerungen haben sie ergeben, das Fehlen einer gesicherten entwicklungsgeschichtlichen Basis ist der Grund der Zweiheit der Anschauungen.

Und eng verknüpft mit dieser auf phylogenetische Specialerörterungen sich zuspitzenden Frage, drängt ein weiterer Komplex von Erwägungen, die erfolgreichen entwicklungsgeschichtlichen Cladocerenuntersuchungen (11—14) der letzten Jahre an Leptodora aufzunehmen.

Der Dotterreichthum des Eies giebt die Veranlassung; denn aus dotterreichen Eiern sind bekanntlich die Cladoceren ursprünglich hervorgegangen, die bisher ontogenetisch untersuchten Cladocereneier sind jedoch dotterarm und speciell dieser Eigenschaft halber wegen der mit der Dotterarmuth verbundenen Durchsichtigkeit ausschließlich zur Untersuchung herangezogen worden. Es steht zu erwarten, dass die Ontogenie des dotterreichen Leptodora-Eies restirende Aufschlüsse bringen wird, da der Dotterreichthum des Leptodora-Eies trotz derselben Ernährungsweise, wie sie bei den dotterärmeren Daphnideneiern durch Blutplasma stattfindet, keineswegs ohne Weiteres als erst nachträglich erworben zu kennzeichnen ist. Denn diese Art der Ernährungsweise ist nicht hervorgerufen worden durch ein allmähliches Herabgehen des Dottergehaltes, sondern umgekehrt, sie ist Veranlassung gewesen für das Zurückgehen des Dottergehaltes der ursprünglich dotterreichen Cladocereneier. Bei Leptodora kann daher der Dotterreichthum, wie jene anderen angeführten Charaktere, trotz der neu auftretenden Ernährungsform des Eies persistent geblieben sein. Giebt die ontogenetische Untersuchung hierfür einen Beleg, so schafft sie für Leptodora nicht allein eine andere Auffassung und eine andere Stellung im System, sondern löst zugleich in weiterem Sinne für die Art der Cladocerenentwicklung wichtige, noch offene Fragen.

Wie hat sich bei den Cladoceren ursprünglich der Mitteldarm gebildet, und welche Rolle hat der Nahrungsdotter hierbei gespielt? Entspricht die Stelle, an welcher der Blastoporus zum Verschluss kommt, der späteren Ösophaguseinstülpung, wie dieses Grobben (1) für Moina behauptet, oder liegt er in der Gegend des späteren Afters?

Ist der Gastrulationsprocess von Grobben für Moina irrthümlich angenommen, so dass bisher kein Beispiel für typische Gastrulation trotz des Dotterverlustes der betreffenden Eier bekannt ist?

Giebt es bereits in der Blastosphaera die von Grobben für Moina angenommene Sonderung in drei differente Keimblätter, oder sind die Funde, welche Samassa (11) an Daphnia hyalina und Daphnella brachyura gemacht, typisch für die gesammte Cladocerenentwicklung? Wann und in welcher Weise bildet sich die Genitalanlage?

Ein Hinweis auf die Divergenzen und Unklarheiten, welche die neueren Untersuchungen für die Cladocerenentwicklung enthalten, möge die Basis erweitern, auf welche die vorliegende Arbeit ihre Begründung baut. Im Anschluss an die Ergebnisse der eigenen Unter-

suchung wird es im Speciellen Aufgabe der Arbeit selbst sein, jene Differenzen eingehend zu beleuchten.

An dieser Stelle ist es mir Bedürfnis, dem Herrn Geheimrath Prof. Dr. FRANZ EILHARD SCHULZE meinen Dank auszusprechen für das mir gezeigte Interesse und die liebenswürdige Überweisung der nöthigen Litteratur, eben so dem Herrn Dr. RICHARD HEYMONS, sowie dem Herrn Prof. LUDWIG PLATE für die Rathschläge, mit denen sie meine Untersuchungen unterstützt haben.

Leptodora ist bekannt geworden durch W. FOCKE (15), welcher sie 1844 im Bremer Stadtgraben entdeckte und 1846 als Polyphemus Kindtii beschrieb. Nachdem 15 Jahre später der Schwede LILLJEBORG (16) in schwedischen Seen dasselbe Thier wiederfand, das auf der Bremer Naturforscher-Versammlung bei seinem ersten Vorweisen wegen seines von allen bisher bekannten Cladoceren abweichenden Körperbaues und wegen seiner besonders schön ausgebildeten hyalinen Beschaffenheit berechtigte Aufmerksamkeit erweckt hatte, wurde es 1860 zum ersten Male unter der Bezeichnung Leptodora hyalina in die Wissenschaft eingeführt. Durch die Untersuchungen von P. E. MÜLLER (17), welcher die Leptodora auch im Genfer- und Bodensee fand und die ersten Angaben über einige Entwicklungsstadien der Sommerbrut machte, und durch die Beschreibung von N. WAGNER (18), welcher ohne Kenntnis des LILLJEBORG'schen Fundes sie als Hyalosoma Dux aus einem See bei Kasan beschrieb, war, nachdem WEISMANN (10) im Anschluss an seine monographische Bearbeitung dieser Form 1874 ihr Vorkommen auch im Lago maggiore nachgewiesen hatte, der Beweis für eine allgemeine Verbreitung der Leptodora gegeben, und sie war aus dem Niveau einer aberranten Lokalform zu allgemeiner Bedeutung erhoben.

Es ist heut bekannt, dass ihr Auftreten nur an größere Seen, die einen steten Wasserwechsel haben, geknüpft ist. In der Umgegend von Berlin wurde sie 1876 zum ersten Male von dem Gymnasiallehrer Dr. SCHOEDLER (19) gefunden. Entwicklungsgeschichtlich ist Leptodora außer von P. E. MÜLLER noch von G. O. SARS (8) behandelt, welcher 1873 an den letzten Entwicklungsstadien der Wintereier eine Metamorphose für Leptodora nachwies; 1895 gelang es mir (20), unsere Kenntnisse von der Metamorphose durch den Nachweis zu erweitern, dass bei der Frühlingsgeneration, welche sich aus befruchteten Eiern entwickelt, sich auch die Lage und Form der Schale während des Larvenlebens verändert, so dass sie erst beim ausgebildeten Thiere der Frühlingsgeneration die gleiche Lage und Form erhält, wie bei

der Sommergeneration. Schließlich sei noch erwähnt, dass WEISMANN (21) 1876 die für den ganzen Cladocerenstamm gültige Art der Eibildung zuerst bei der Leptodora nachgewiesen hat.

Bei der vorliegenden Arbeit ergab die technische Behandlung derartige Schwierigkeiten, dass durch sie mehr als die Hälfte der Arbeitszeit in Anspruch genommen war, und ich mich daher veranlasst sehe, die bisher gefundenen Resultate, welche den weitaus größten Theil der Entwicklung umschließen, als speciell beschreibenden Theil gesondert zur Publikation gelangen zu lassen, an welchen anschließend ich später die letzten Entwicklungsstadien und die allgemeinen Ergebnisse und Schlüsse im allgemeinen Theil zusammenzufassen beabsichtige.

Da die gefangenen Thiere im Aquarium sich nur einige Tage lebend erhalten ließen, zumal in den Wasserbehältern immer ein gut Theil auf dem Transport oder beim Fang zu Grunde gegangener Individuen sich befanden, das Herausnehmen derselben aber, oder das Übertragen der noch Lebenden in reines Wasser für deren Lebensdauer selbstredend Nachtheile brachte, so war im Vergleich zu der Mühe des Transportes die Zahl der gut zu konservirenden Eier eine zu geringe und es musste dem zufolge die Konservirung des Materials an der Fundstelle selbst, am Wannsee bei Berlin, vorgenommen werden. Für die Konservirung bildet der Wasserreichthum des Eies und die geringe Durchlässigkeit der Eischale besondere Schwierigkeiten. Die Anwendung alkoholischer Reagentien ruft Schrumpfungen und Deformationen hervor, rein wässerige Fixirungsmittel schließen wegen der Undurchlässigkeit der Schale brauchbare und gute Konservirungen aus. Heiße Reagentien sind unbrauchbar. Je nach der Zahl der Eier konnten nur zwei, höchstens vier Thiere gleichzeitig technisch behandelt werden. Da der Fixirungs- und Erhärtungsprocess, sowie die folgende technische Behandlung sehr langwierig war, so ergiebt sich schon hieraus das Zeitraubende der technischen Vorarbeiten.

Es wurden je zwei oder drei Thiere mit einer auf ungefähr 30° erwärmten Sublimatlösung, welche 5—10%igen Alkohol enthielt, überschüttet, und die schnell vermittels Pipette aus dem Brutraum ausgespülten Eier möglichst mehrmals punktirt und unmittelbar nach der Punktation in eine alkoholische Sublimatlösung von 15—20% bei gleichem Wärmegrade gebracht. In kurzen Zeitintervallen von höchstens 10 Minuten wurde die warme alkoholische Sublimatlösung um etwa 10% ihres Alkoholgehaltes erhöht, so dass 50—60 Minuten

nach der ersten Abtödtung das punktirte Ei in einer 50%igen alkoholischen Sublimatlösung sich befand. Aus dieser wurde dann das Ei in reinen 50%igen Alkohol übertragen und durch gleichmäßiges Erhöhen des Alkoholgehaltes um 10% allmählich in absoluten Alkohol übergeführt.

Für die weitere Behandlung nach der Erhärtung des Eies war der Dyalysator von unersetzlichem Werthe. Mit seiner Hilfe wurden die Eier in Benzol aufgehellt. Zum Zweck der Einbettung brachte ich die Eier zunächst in Paraffin von 30° Schmelzpunkt, da durch höhere Wärmegrade die feineren histologischen Verhältnisse stark beeinträchtigt werden, und dann erst nach der Durchtränkung in Paraffin von 30° in solches von 63° Schmelzpunkt, und zwar in dem Augenblick der Erstarrung desselben. Orientirt habe ich die Eier vor der Einbettung auf die von mir in der Zeitschrift für wiss. Mikroskopie Bd. XIII angegebene Weise dadurch, dass ich sie unter Alkohol auf ein rechtwinkelig zugeschnittenes Stück der Eihaut eines Hühnereies aufklebte und dieses Plättchen mitsammt dem darauf orientirten Ei zur Einbettung brachte.

I. Das ungefurchte Ei.

Das in den Brutraum frisch abgelegte Ei besitzt völlige Kugelform und erscheint im Leben wie ein farbloser durchsichtiger Glaskörper. Bei erster Betrachtung zeigt das von unten her einfallende Licht im Innern des lebenden Eies eine große Zahl großblasiger Gebilde, welche das ganze Ei ausfüllen, und welche nach erfolgter Fixirung sich als dichtgehäufte, auffallend große, das gesammte Eiinnere lückenlos ausfüllende Dotterkugeln darstellen. Dieser Dotter ist größer als er sonst bei Entomostrakeneiern zu sein pflegt. Ohne Reagentien ist am lebenden Ei außer ihm nichts scharf erkennbar. Die Größe des frisch in den Brutraum übergetretenen Eies bewegt sich im Durchschnitt zwischen 0,204—0,255 mm. Vergleicht man diese Größe mit der Größe anderer Cladocereneier, so muss es auffallen, dass im Vergleich zur Größe des Thieres die Eier besonders klein sind. An sich wäre dieser Umstand nicht auffallend, wenn nicht ein Vergleich der Eigröße zur Thiergröße anderer Cladoceren die Thatsache nahe brächte, dass ein bestimmtes Abhängigkeitsverhältnis zwischen Eigröße und Thiergröße bei den betreffenden Cladoceren bestünde. Nur zum Belege dieser Thatsache, ohne mich weiter in die daraus entspringenden Fragen einzulassen, gebe ich nach den Angaben der betreffenden Autoren die Größenwerthe der bisher ge-

messenen Cladocereneier und füge hierzu die ungefähren Größenverhältnisse der von mir gemessenen Thiere selbst. Ich drücke die Größe der betreffenden Thiere, zumal eine ganz exakte Volumenbestimmung unmöglich ist, nur durch ihr Längsmaß aus, da sie in ihrem Dickenvolumen alle ungefähr zwischen $^1/_3$—$^1/_2$ mm differiren, so dass hauptsächlich die Länge des Thieres das Ausschlaggebende für die Größe des Thieres ist. Die erste Spalte der Tabelle enthält die den betreffenden Arbeiten entnommenen genauen Größenangaben der Eier, die zweite Spalte giebt bei längsovalen Eiern die abgerundete und auf eine Hauptachse gebrachte Durchmessergröße, und Spalte 3 die Größe des betreffenden Thieres selbst.

Moina rectirostris	(GROBBEN) 0,095—0,112 mm	0,10 mm	1 mm
Moina paradoxa	(WEISMANN) 0,12—0,15 mm	0,13 mm	1 mm
Leptodora hyalina	(SAMTER) 0,204—0,255 mm	0,23 mm	5 mm
Daphnia pulex	(WEISMANN) 0,19 auf 0,25 mm	0,22 mm	$1^1/_2$ mm
Ceriodaphnia quadrangulata	(SAMTER) 0,09 auf 0,15 mm	0,12 mm	1 mm
Ceriodaphnia reticulata . .	(SAMTER) 0,11 auf 0,26 mm	0,19 mm	1 mm
Bosmina longirostris . . .	(SAMTER) 0,07 auf 0,10 mm	0,085 mm	$^1/_2$—$^3/_4$ mm
Ceriodaphnia mucronata .	(WEISMANN) 0,16 auf 0,12 mm	0,14 mm	1 mm
Daphnella brachyura . . .	(SAMASSA) 0,18 auf 0,24 mm (WEISMANN) 0,17 auf 0,30 mm	0,21 mm 0,24 mm	1 mm
Sida crystallina . . . . an verschiedenen Fundstellen	(WEISMANN) 0,20 auf 0,35 mm 0,22 » 0,38 mm 0,25 » 0,45 mm	0,30 mm	2 mm
Simocephalus vetulus . . .	(WEISMANN) 0,18 auf 0,22 mm	0,20 mm	2 mm
Camptocercus macrurus . .	(WEISMANN) 0,12 auf 0,17 mm	0,14 mm	1 mm
Polyphemus oculus	(WEISMANN) 0,08 mm	0,08 mm	$^3/_4$ mm

Ein Vergleich der Thier- und Eigröße der in der Tabelle aufgeführten Formen ergiebt den Beleg für die Thatsache, dass das Leptodora-Ei im Verhältnis zur Körpergröße des Mutterthieres auffallend klein ist. Da bei allen Cladoceren die Embryonen der Sommerbruten in gleicher Ausbildung den Mutterorganismus verlassen, so

wächst die Ernährungsfähigkeit des Mutterthieres, mag es sich um die Versorgung des Eies oder der sich bildenden Embryonen handeln, proportional ihrer Körpergröße. Da bei Leptodora diese Proportionalität im Gegensatz zu den in der Tabelle aufgeführten übrigen Cladoceren in der Größe ihrer Eier nicht zum Ausdruck kommt, so muss der Verbrauch der Leistungsfähigkeit nach einer anderen Seite hin gerichtet sein.

So weit nun unsere Kenntnisse von den physiologischen Vorgängen bei der Bildung von Nachkommen reichen, und wie dieses auch Weismann bei seinen grundlegenden Untersuchungen über die Bildung der Sommereier bei den Daphniden angenommen hat, geht die Bildung von Sommereiern bei günstiger Ernährung den ganzen Sommer ohne Unterbrechung vor sich, so dass nach Ablage der einen Brut wiederum eine neue Serie von Eiern für den Übertritt in den Brutraum sich vorbereitet. Bei Leptodora habe ich in den Sommermonaten verhältnismäßig wenig Thiere gefunden, die keine Embryonen im Brutraum hatten, und deren Ovarialeier dennoch erst in den ersten Perioden ihrer Entstehung sich befanden. Der Mutterorganismus bildet daher bereits neue Eier zu einer Zeit, in welcher er die Aufzucht seiner Embryonen besorgt.

Berücksichtigen wir, bevor wir zu den ersten aus dieser Thatsache hervorgehenden Erwägungen kommen, die Zahl der bei Leptodora gleichzeitig zur Bildung gelangenden Eier, so stoßen wir auf keine ausnahmsweise hohen Zahlen. Die Maximalzahl der von Cladoceren überhaupt gleichzeitig gebildeten Eier, die ungefähr 20 beträgt, wird auch von Leptodora nur in ganz extremen Fällen und dann natürlich nur um ein Geringes überschritten. Nie bildet sich eine doppelt hohe Zahl von Eiern, deren Ausbildung schon in Anbetracht der Raumverhältnisse des Brutbehälters, zumal er kleiner ist als bei den übrigen Cladocerenfamilien, nicht möglich wäre. Nachdem somit erwiesen ist, dass die Nährzufuhr des Mutterthieres nicht für eine gleichzeitig sich entwickelnde doppelte Embryonenzahl in Anspruch genommen wird, so wäre es möglich, dass bei Leptodora die Ausbildung der für die Cladoceren als normal geltenden Eigröße in die Embryonalentwicklung verlegt wird und auf Kosten des Blutplasmas des Mutterthieres vor sich ginge, ohne eine Verschiebung in der Entwicklungsdauer der Eier auf der einen oder der Embryonen auf der anderen Seite herbeizuführen.

Eine kurze Erwägung und der Vergleich der Größenverhältnisse zwischen den Wintereiern von Leptodora und denen von anderen

Cladoceren verwirft diese Möglichkeit, setzt wenigstens ihre Bedeutung für die Ergänzung der fehlenden Eigröße stark herab. Zunächst muss es auffallen, dass der Dotterreichthum des Leptodora-Eies gegenüber den weit dotterärmeren Cladocereneiern sich nicht in einer entsprechenden Eigröße geltend macht. Da sich aber bei allen Cladoceren alle Sommereier auf gleiche Art aus vier Keimzellen bilden, ob sie mehr oder weniger oder überhaupt keine Dotterelemente in ihrem Inneren abscheiden, — auf Daphnella, welche eine Ausnahmestellung in Bezug auf die Bildung ihrer Sommereier einnimmt, komme ich später zu sprechen — so würde jede Erklärung für das Überwiegen von Protoplasma bei den einen, von Deutoplasma bei den anderen Eiern, ermangeln, wollte man nicht in dem Deutoplasma eine Koncentration der aus den drei Nährzellen bestehenden Nährsubstanz sehen. Dem zufolge müsste bei gleicher Zahl der Eier und gleicher Ernährungsweise das Volumen der in gleicher Zeit gebildeten nährdotterreichen Eier kleiner sein als das Volumen dotterarmer, weil das Material, welches für das Deutoplasma verbraucht wird, im Deutoplasma in koncentrirter Form erscheint. Den besten Beleg für die Koncentration des Nährmaterials als Deutoplasma giebt ein Vergleich der Sommer- und Wintereier von Moina paradoxa. Das aus nur einer Eikammer gebildete dotterarme Sommerei von Moina misst im Durchschnitt 0,13 mm, das dotterreiche Winterei, welches aus 11 Eikammern entsteht, müsste demnach 1,43 mm ohne die in der Bildung von Deutoplasma liegende Koncentration messen; da es nur 0,29 mm misst, ist die Konzentration im Deutoplasma bewiesen. Bei Leptodora geht das besondere Kapacitätsvermögen aus dem Umstande hervor, dass aus nur zwei Nährkammern im Winterei das Material für die Bildung des hochentwickelten Metanauplius genommen wird, und diese koncentrirte Nährmasse einem Eivolumen entspricht, das in Anbetracht des Abhängigkeitsverhältnisses, wie es bei anderen Cladoceren zwischen den dotterarmen Sommereiern und der Größe der entsprechenden Thiere zum Ausdruck kommt, der Eigröße der Sommereier dieser Cladoceren entsprechen würde.

Diese Kompressionsfähigkeit aber, ohne welche bei gleicher Bildungsart der Eier das Auftreten des Deutoplasmas unverständlich bliebe, ist es, welche das Leptodora-Ei kleiner erscheinen lässt, als es ohne diese Kompression wäre. Ohne Weiteres zeigt schon die Kleinheit des Leptodora-Eies, dass mit dem Dottergehalt, welcher es vor allen anderen Cladocereneiern auszeichnet, nicht eine besonders reiche Ausstattung des Eies erzielt werden soll, in so fern im gün-

stigen Falle bei Aufhebung der Kompression das Leptodora-Ei die gleiche Größe erlangen würde, als sie die dotterarmen Cladocereneier entsprechend der Körpergröße ihrer Mutterthiere besitzen.

Das Vorhandensein des Dotterreichthums der Leptodora-Eier spricht in Folge dessen nothgedrungen für das Bedürfnis einer Volumenverkleinerung der Ovarialeier. Der Dotterreichthum ist demnach hier nichts Ursprüngliches, sondern durch nachträglich eingetretene Änderungen in den Raumverhältnissen der Ovarien hervorgerufen worden.

Ein Vergleich der in der Tabelle aufgeführten Eigrößen und der entsprechenden Thiergrößen giebt die nicht zu übersehende Thatsache, dass mit der Größenzunahme des Thieres eine Größenzunahme des zugehörigen Eies Hand in Hand geht. Die kleinsten Arten produziren die kleinsten, die größten Arten die größten Eier, und zwar scheint, was beachtenswerth ist, einer Thiergröße von 1 mm ein Minimalmaß von ungefähr 0,10 mm Eidurchmesser zu entsprechen. Nur Daphnella und Leptodora bilden eine Ausnahme, Daphnella zeigt einen zu hohen, Leptodora einen zu niederen Werth. Bei Daphnella löst sich der scheinbare Widerspruch, sobald erwogen wird, dass das Sommerei von Daphnella nicht aus vier Keimzellen, sondern nach den Weismann'schen Untersuchungen aus der doppelten Zahl, also aus acht Keimzellen sich bildet. So erhält Daphnella auf Grund des doppelten Materialverbrauches das doppelte Eivolumen. Nun produciren die meisten Cladoceren bei günstiger Ernährung 12—20 Sommereier, Daphnella jedoch gleichzeitig nur drei. Dieser Umstand legt die Vermuthung nahe, dass bei allen Cladoceren entsprechend der betreffenden Thiergröße in gleichen Zeitintervallen die für die Bildung der Sommereier aufgewandte Nährfähigkeit entsprechend groß ist. Jedenfalls zeigt ein Vergleich der in der Tabelle enthaltenen Zahlenwerthe, dass die Größe des mütterlichen Organismus für die Größe seines Eies in so fern bestimmend ist, als das Ei vor Übertritt in den Brutraum eine Minimalgröße erlangt haben muss, welche durch nachträgliche Ernährung vermittels Blutplasmas nicht ersetzt werden kann.

Ist diese Ansicht aber richtig, muss in der That das Sommerei der Cladoceren entsprechnd der Größe des Mutterthieres ein bestimmtes Minimalvolumen besitzen, so ist dieses noch ein weiterer Grund, in dem Sommerei der Leptodora ein durch Kompression nur scheinbar verkleinertes Ei zu sehen. Der Process der Kompression des Dottermaterials in der Eizelle wird sich direkt dadurch verfolgen lassen,

dass trotz des Beginns der Dotterabscheidung in der Eizelle, also trotz des beginnenden Zerfalles der drei Nährzellen, diese dennoch für einige Zeit auf ihrer gleichen Größe bleiben, eventuell sogar an Volumen noch zunehmen, so dass daraus erwiesen wäre, dass die Ernährung von Seiten des Mutterthieres trotz des Beginnes der Eibildung ununterbrochen fortbesteht. In doppelter Beziehung habe ich die Kompression nachweisen können. Durch Größenvergleiche der Ovarialeier und der in den Brutraum entleerten Eier zeigt sich, dass nach Übertritt in den Brutraum die Kompression noch um ein Geringes zunimmt. Das Maximalmaß der im Brutraum befindlichen Eier beträgt 0,25 mm. Von so geringem Eidurchmesser finden sich ausgebildete Eier im Ovarium höchst selten, im Ovarium schwankt der Durchmesser der Ovarialeier zwischen 0,28 mm und 0,33 mm. Einen Durchmesser von 0,48 mm, wie ihn WEISMANN für die Ovarialeier der Sommerbruten angiebt, habe ich nie gefunden und glaube daher, dass hier ein Irrthum vorliegt. Das in den Brutraum ausgestoßene Ei zeigt somit eine durch Zahlen zu belegende, noch weiter durchgeführte Kompression, welche in diesem Maße durch die Verhältnisse des Brutraumes herbeigeführt ist. Punktirt man nun ein frisch entleertes Ei, so zeigt sich am besten, unter welch hohem Drucke dasselbe steht. Bei gut 50 % aller Eier schießt bei der Punktation der zusammengepresste Dotter in momentanem Impuls aus dem Eiinnern hervor. Dem zufolge findet sich der Nährdotter, welcher den wesentlichsten Bestandtheil des Eies bildet, auch niemals in lockerem Zusammenhange, wie bei den bisher untersuchten Cladocereneiern oder in Gestalt vereinzelter Fetttropfen, sondern dicht gedrängt, eine Dotterkugel fest auf die andere gefügt, ist er komprimirt in das Ei als eine feste Masse eingelagert.

Von der ernährungsphysiologischen Seite betrachtet, spielt diese Kompression eine große Rolle. Allseitig drängt der Nährdotter gegen die im Inneren des Eies liegende Hauptmasse des Bildungsdotters an, so dass die angrenzenden Dotterkugeln sich mit ihren rundlichen Flächen in die Oberfläche des Bildungsdotters hineindrängen und auf diese Weise die Energie der Nahrungsaufnahme vermehren müssen. Ob die Lage der Hauptmasse des Bildungsdotters eine Folge der Druckwirkung der Nährmassen ist, will ich hier nicht erörtern. Die einzelnen Dotterkugeln haben wohl gleichen qualitativen Werth, die völlige Schwärzung derselben durch Osmiumsäure beweist ihren Fettgehalt, die starke Aufnahmefähigkeit von Farbstoffen ihren Eiweißgehalt.

Die Hauptmasse des Bildungsdotters selbst liegt mitten im Ei, rings von den Nährballen umschlossen und in ihr central gelegen der erste Furchungskern (Fig. 1). Von allen Seiten ist der Bildungsdotter durch die herandrängenden Dotterkugeln eingebuchtet, und sein Aussehen gewinnt auf diese Weise die Gestalt einer amöboiden Zelle. Allseitig gehen von dieser Hauptmasse des Bildungsdotters dickere oder feinere Ausläufer aus, welche mehr oder weniger weit sich durch den Dotter hindurchziehen und zum Theil bis zur Eiperipherie hinauflaufen. An der Berührungsstelle mit der peripheren Plasmahaut ziehen sie sich zu einem breiten Plasmabündel aus einander, so dass am gefärbten Ei kreisrunde Scheiben einer granulirten Plasmamasse an der Oberfläche erscheinen. Schnittfigur 63 zeigt diese an der Peripherie sich erweiternden Plasmazüge. Da von diesen pseudopodienartigen Hauptplasmastraßen feinere Verzweigungen abgehen, so zieht ein ganzes Fachwerk feinster Plasmazüge durch das Ei, in welchem die Dotterkugeln eingebettet liegen.

Weismann (22), welcher in seinen Untersuchungen über das Zahlenverhältnis der Richtungskörper bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern die ersten Entwicklungsstadien der Leptodora-Eier wiedergiebt, zeichnet in seinen Totalbildern statt des ruhenden Kernes eine ungefärbte lichte Stelle. Auch mir gelang es trotz anderer Fixirungs- und Färbemethode niemals, an diesem ungefurchten Ei sowie in den folgenden beiden ersten Furchungsstadien eine intensive Kernfärbung zu erhalten, so dass ich annehmen möchte, dass wir auch hier ein Beispiel von den bekannten von Henking beschriebenen, unfärbbaren Kernen vor uns haben. Hierzu kommt noch, dass die Vertheilung des Protoplasmas in dieser Hauptmasse des Bildungsdotters eine ungleiche ist, und zwar nach der Oberfläche hin an Dichte zunimmt. Möglichenfalls kommen in dieser Vertheilung des Protoplasmas die Processe der Assimilirung zum Ausdruck. In späteren Theilungsstadien schwindet das Auffällige in der Plasmavertheilung innerhalb der einzelnen Zellen gänzlich.

Außer dieser bisher berücksichtigten Hauptmasse des Protoplasmas breitet sich über die Peripherie ein feiner plasmatischer Überzug, das Weismann'sche Keimhautblastem. In dieses Keimhautblastem münden die Ausläufer des Innenplasmas. Alle protoplasmatischen Wachsthumserscheinungen spielen sich ausschließlich in der Hauptmasse des Innenplasmas selbst ab, dem Keimhautblastem kommt daher allein die Aufgabe des Gasaustausches zu.

Die Lage des Innenplasmas ist eine excentrische, so dass nach

der Lage desselben das Ei sich in eine animale und eine vegetative Eihälfte zerlegen lässt. Die Excentricität ist in der Mehrzahl der Fälle gleich, meist nur gering, nur vereinzelt erreicht sie einen auffallend hohen Grad. In der Regel wird man, wie dieses die schematische Fig. 1*a* wiedergiebt, durch das Ei eine äquatoriale Ebene in der Weise legen können, dass die eine Eihälfte, die vegetative, gänzlich frei ist vom Innenplasma, in der anderen aber, der animalen, in größerem oder geringerem senkrechten Abstande vom Mittelpunkt dieser Äquatorebene das Innenplasma zu liegen kommt. In dem geringsten Grade der Excentricität berührt das Innenplasma die Äquatorebene oder geht in den extremsten Fällen noch um ein Geringes über dieselbe in die vegetative Eihälfte hinaus; in ihrem höchsten Grade liegt das Innenplasma in gleichem Abstande von dem Mittelpunkte der Äquatorebene und der Eiperipherie. Noch deutlicher wird die Excentricität der Lage des Innenplasmas dadurch, dass es nach der animalen Eihälfte eine größere Zahl stärkerer Plasmafortsätze entsendet.

Nach den WEISMANN'schen Untersuchungen bildet das Keimbläschen sich bereits im Ovarium zur Richtungsspindel um, und unmittelbar nach der Entleerung des Eies in den Brutraum wird die Richtungsspindel an der Oberfläche des Eies im Rindenplasma sichtbar. Das Richtungskörperchen, welches wie bei allen parthenogenetisch sich entwickelnden Entomostrakeneiern nicht über die Oberfläche des Eies hinaustritt, ist nur kurze Zeit in der Rinde des ungefurchten Eies anzutreffen. Für die Orientirung des ersten Furchungskernes zur Richtungsspindel bietet dieser Umstand große Schwierigkeiten. Es ist aus diesem Grunde auch nicht gelungen den Richtungskörper mit Bestimmtheit nachzuweisen, ich glaube jedoch annehmen zu sollen, dass die breite Plasmastraße in Fig. 1 und Fig. 63, welche sich konstant bei ungefurchten Eiern und noch zu Beginn der ersten Furchung und dann in schräger Stellung zu dem sich längs ausziehenden Innenplasma wiederfindet, auf die ursprüngliche Lage des Richtungskörpers hinweist. Um so mehr werde ich in dieser Ansicht bestärkt, als nach der WEISMANN'schen Untersuchung die Richtungsspindel schräg zur Eioberfläche steht, und dem zufolge auch wahrscheinlich das die Richtungsspindel bildende Keimbläschen nicht auf dem kürzesten Wege, das heißt im Eiradius, zur Eioberfläche emporgestiegen ist. Da durch die Excentricität des ersten Furchungkernes die Lage der Äquatorebene annähernd bestimmt ist, und die Neigung, in welcher dieselbe durch das Eicentrum gelegt werden muss,

nur nach einer Seite hin, und zwar nur um einen sehr kleinen Winkel schwankt, so habe ich die Lage des Richtungskörpers nicht genauer zu bestimmen versucht, zumal mir ausreichend ungefärbtes Material nicht zu Gebote stand, und die Aussichtslosigkeit so gut wie auf der Hand lag, da das ungefärbte Innenplasma durch die Dotterkugeln nicht zu erkennen ist, an gefärbten Eiern aber die Plasmastrahlung des Innenplasmas ein sicheres Unterscheiden ungemein erschwert.

Zweizelliges Stadium.

Für das zweizellige Stadium bieten die beobachteten Eier verschiedene Bilder, welche ihre Entstehung der verschieden stark ausgebildeten Excentricität der ersten Furchungszelle verdanken. Übergänge zur ersten Theilung, wie sie mir in verschiedener Gestalt zu Gesicht kamen, zeigen unschwer das Typische. Im Allgemeinen weichen die beiden ersten Furchungszellen fast parallel zur Äquatorebene aus einander (Fig. 2). In der Regel wird sich daher noch die animale mit den beiden Theilprodukten von der vegetativen Eihälfte sondern lassen. Ist die Excentricität des ersten Furchungskernes eine sehr starke, so ist die erste Theilung schräg zur Äquatorebene erfolgt, so dass die Verbindungslinie der Mitten beider Theilprodukte unter einem spitzen Winkel die Äquatorebene schneidet. Dieser Winkel kann dann 30° erreichen. In der Mehrzahl der Fälle aber wird in Folge der geringeren Excentricität der Neigungswinkel beträchtlich spitzer sein, ungefähr 10° nicht übersteigen, so dass die beiden ersten Theilprodukte am rotirenden Ei scheinbar in der Mitte desselben zu liegen kommen. So hängt von der Excentricität der ersten Furchungszelle die erste Theilungsrichtung ab, und zwar sehe ich mich veranlasst, ein Variiren der Theilungsrichtung anzunehmen, weil in den folgenden Theilungsstadien das Bestreben, zu variiren, deutlich zu Tage tritt. Dass es aber eine Parallelstellung zur Äquatorialebene ist und keine Senkrechtstellung, welche durch die erste Theilung annähernd erzielt wird, geht aus dem Umstande hervor, dass in einigen Fällen im viertheiligen Stadium die Theilprodukte mit dem größeren Theil ihrer Plasmamasse in die animale Eihälfte zu liegen kommen. In Bezug auf das Variiren aber in der Lage der ersten Furchungszelle und der ersten Theilungsrichtung sehe ich, in so fern konstant wiederkehrende Verhältnisse noch nicht vorhanden sind, in dem Dotterreichthum des Eies den Grund für dieses Variiren und möchte desshalb den Dotterreichthum des Leptodora-Eies auch aus diesem Grunde als eine

sekundäre Erwerbung betrachten. Das Unfertige in Bezug auf eine bestimmte Theilungsform schwindet erst dann, wenn durch die fortgesetzten Theilungen eine annähernd gleiche Vertheilung der Furchungszellen in dem Ei erreicht ist.

Vierzelliges Stadium.

Nachdem die beiden ersten Furchungszellen ungefähr so weit aus einander gerückt sind, dass sie in dem zweiten und vierten Fünftel des in fünf gleiche Theile getheilten Eidurchmessers zu liegen kommen. schicken sich beide gleichzeitig wiederum zu einer neuen Theilung an. Vor der zweiten Theilung wachsen also die Theilprodukte der ersten Theilung annähernd zu der Größe der ersten Mutterzelle heran. Verbindet man nach erfolgter zweiter Theilung dann die aus einander weichenden Theilprodukte, so erhält man für die Theilungsrichtung eine Kreuzstellung. Die Theilung erfolgt also in beiden Furchungszellen für die erste Betrachtung in entgegengesetztem Sinne. Eine Projektion der mit einander zu je zwei verbundenen Theilzellen auf eine zwischen beide gelegte Mittelebene ergiebt eine Neigung von ungefähr 45° der beiden entgegengesetzten Theilungsrichtungen. Variationen kommen vor. Die Neigung wird bisweilen so gering, dass die Verbindungslinien beinahe parallel zu einander verlaufen. Für das Typische der Theilung sind dieses jedoch nur Ausnahmen. Das Maximum der Neigung beider Kreuzlinien ist in einem Winkel von 60° gegeben.

Es entsteht nun die Frage, wie das Vierersystem über die animale und vegetative Eihälfte vertheilt ist. Über die Lage des Vierersystems zur Äquatorebene ist zunächst eine Orientirung nöthig. Nach der Mehrzahl der Fälle, deren Typus in Fig. 3 wiedergegeben ist, wäre es möglich, dass die Neigung der beiden Theilungsrichtungen mehr einer Senkrechten, eben so gut aber auch einer Parallelen zur Äquatorebene nahe käme. Trotz dieser anfangs nicht löslich scheinenden Schwierigkeit geben die bereits erwähnten, nur selten auftretenden Neigungsextreme einen Aufschluss in dem Falle, wenn mit einer annähernden Parallelität der beiden Verbindungslinien von je zwei der vier Furchungszellen eine besonders excentrische Lage der einen ersten Furchungszelle verbunden ist. Alsdann kommen vegetative und animale Eihälfte noch deutlich zum Ausdruck, und es zeigt sich dann, dass, eben so wie in dem angedeuteten extremen Falle, die Theilung zum Äquator parallel verläuft, in allen übrigen Fällen die Neigung auf eine Abweichung von der Parallelen zurück-

zuführen ist. Eine besondere Berücksichtigung verdient für die Art der zweiten Theilung alsdann der Umstand, dass ein Variiren in der gegenseitigen Theilungsrichtung zu verzeichnen ist, durch welches eine verschiedene Neigungsrichtung zur Äquatorebene hervorgerufen und zugleich die Kreuz- oder Malstellung der vier Furchungskugeln im Ei bedingt wird.

Aus der Betrachtung der Lagebeziehungen der vier Furchungszellen zu einander und zum Äquator des Eies ergiebt sich also die Thatsache, dass beide Theilungsrichtungen sich zum Äquator nach der vegetativen Eihälfte hinneigen, und dass diese Neigung in der einen Theilungsrichtung stärker zum Ausdruck kommt, als in der anderen, so dass auf der einen Seite ein Theilprodukt tiefer in die vegetative Eihälfte rückt, als auf der anderen. Das Hinzutreten des Umstandes, dass diese Neigung außerdem noch stark bei den verschiedenen Eiern variirt, so dass, wie bereits erwähnt, sich alle nur möglichen Übergänge von völliger Parallelität bis zu einer Neigung von 60° zwischen den vier Furchungszellen finden, möchte besonders dafür sprechen, dass das Leptodora-Ei sich bis zu dieser Phase seiner Entwicklung in der Neugestaltung einer neuen Furchungsrichtung befindet. Und zwar lässt sich die Parallelität der beiden Theilungsrichtungen zur Äquatorebene als das Ursprüngliche, die Modifikationen hiervon als Neubildungen in Anspruch nehmen. Die neu eintretende Umgestaltung im ersten und zweiten Furchungsprocess meine ich aber auf eine erst sekundär gesteigerte Anhäufung von Nährdotter in der vegetativen Eihälfte mit einigem Rechte zurückführen zu können, zumal in den nun folgenden Theilungen eine bestimmt fixirte Gesetzmäßigkeit zu konstatiren ist, und innere physikalische Unterschiede in den verschiedenen Eiern als die Ursache für die Variationen überhaupt nicht in Frage kommen. Ich meine, dass je nach dem Verlauf der beiden ersten Furchungen sich ein Ei mehr als das andere den veränderten Verhältnissen anpasst. Aus einer parallel zur Äquatorebene verlaufenden Theilung wäre eine zu ihr senkrecht verlaufende in Bildung begriffen, veranlasst durch die auf der vegetativen Seite aufgespeicherten Nährmassen. Um so mehr wird diese Annahme gestützt, als ein Vergleich des Furchungsverlaufes der ersten beiden Theilungen an dotterarmen und dotterreicheren Cladocereneiern zeigt, dass derselbe von dem Nährdotter beeinflusst wird. Einen Übergang in der Art der ersten beiden Furchungen im Leptodora-Ei sehe ich aber aus dem Grunde, dass das dotterarme Moina-Ei sein vierzelliges Theilungsstadium durch doppelte Theilung der Theilkerne

in der Äquatorebene oder doch in einer Parallelen zur Äquatorebene entstehen lässt, das dotterreichere Daphnella-Ei dagegen wegen seines Dotterreichthums und wegen der Art der Vertheilung desselben die erste Furchung parallel zur Äquatorebene richtet, so dass die beiden ersten Theilprodukte senkrecht über und unter derselben zu liegen kommen, und die vier Theilprodukte der folgenden Theilung, ähnlich wie im Leptodora-Ei, im Gegensatz aber zum Moina-Ei, zu je zwei über und unter der Äquatorebene gelegen sind.

Nach der Vertheilung des Innenplasmas mit seinem Furchungskern lässt sich das äußerlich völlig ungefurchte Ei in zwei asymmetrische Eihälften zerlegen, die je zwei Quadranten der animalen und je zwei der vegetativen Eihälfte umfassen. Die vegetative Eihälfte ist als solche noch in so fern markirt, als in ihr nur eine der vier Furchungszellen zu liegen kommt, die zweite fast ausschließlich dem Grenzgebiet, wenn nicht, was ich häufiger fand, der animalen Eihälfte angehört.

Auch jetzt ziehen noch von den vier Furchungszellen Plasmastraßen nach den verschiedenen Richtungen und vereinigen sich an der Peripherie mit dem Keimhautblastem, doch haben sie an Zahl und Dicke abgenommen. Die resorbirende Bedeutung, welche ihnen wohl zukommt, tritt mit der erhöhten Zahl der Furchungszellen zurück, da durch die Vertheilung der Furchungszellen von mehreren Punkten her eine gesteigerte Resorption des Dotters von den Oberflächen der Furchungszellen stattfinden kann. Mit der Viertheilung nähern sich die vier Theilzellen der Eioberfläche, so dass sie, wie Schnitte zeigen, ungefähr in dem zweiten Siebentel des Eidurchmessers zu treffen sind. Ihre Größe variirt bei annähernd gleich großen Eiern.

Achtzelliges Stadium.

Nach der nächstfolgenden, der dritten Theilung, erreichen die Theilprodukte alsdann ganz die Eioberfläche und fließen mit dem Keimhautblastem zusammen (Fig. 4). Die Theilung erfolgt in jeder der vier Mutterzellen gleichzeitig, und zwar verläuft die Theilung selbst gleichmäßig in jeder der vier Zellen. Die Theilungsebene liegt parallel zur Theilungsrichtung des vorhergehenden Stadiums, so dass in den vier Furchungszellen die Furchungsspindeln senkrecht zu den kreuzweise sich schneidenden Theilungsrichtungen des vorhergehenden Stadiums stehen. So kommt nach erfolgter Theilung, indem die Furchungszellen aus einander rücken, in so fern eine Schiefstellung

der Theilprodukte zu Stande, als dieselben, auf beiden asymmetrischen Eihälften unter sich zu je vier quadratisch verbunden, eine Schiefstellung dieser Quadrate zu einander ergeben. Der leichteren Orientirung halber füge ich zu der Totalansicht Fig. 4 noch eine schematische Darstellung des dritten Theilungsprocesses in Fig. 4*a* hinzu und gebe die beiden asymmetrischen Eihälften neben einander in ihrer ungefähren gegenseitigen Lagebeziehung wieder. Die Ziffer innerhalb der Kreise giebt an, in welcher Furchung die einzelnen Theilprodukte entstanden sind, und der Buchstabe *A* die der einen, der Buchstabe *B* die der anderen asymmetrischen Eihälfte angehörenden Theilprodukte. Wie aus dieser schematischen Figur ersichtlich ist, richtet sich die Schiefstellung nach dem Neigungswinkel, unter dem die Theilungsrichtungen des vorhergehenden Viererstadiums standen, so dass bei der dritten Theilung selbst alle Übergänge von annähernder Parallelität bis zur Senkrechtstellung der Theilungsrichtungen in beiden asymmetrischen Eihälften vorkommen. In der Regel aber liegt, nachdem nach erfolgter Theilung die Theilprodukte die Oberfläche erreicht haben, auf der einen Eihälfte in Folge der stärkeren Neigung der beiden Mutterzellen zur Äquatorebene je eines ihrer Theilprodukte fast ganz auf dem Äquator, je eines auf den durch den animalen und vegetativen Eipol gehenden Meridian, auf der anderen Eihälfte aber kommen die vier Theilprodukte in Folge der geringeren Neigung ihrer Mutterzellen mehr zwischen Äquator und Meridian, also mehr in die vier Eiquadranten selbst zu liegen. Gemäß der geringeren Neigung der beiden Mutterzellen in der einen der asymmetrischen Eihälften zur Äquatorebene ist dieselbe auch noch in ihren Theilprodukten nachweisbar, so dass in diesem dritten Furchungsstadium noch animale und vegetative Eihälfte durch die Art der Vertheilung der acht Furchungszellen deutlich zum Ausdruck kommen. Zum animalen Pol hin neigen sich die Furchungszellen in kleineren Abständen als zum vegetativen Pol, und in der Mehrzahl der Fälle liegen auf der animalen Eihälfte daher fünf, auf der vegetativen nur drei Furchungszellen.

Im Übrigen ist der Abstand zwischen den einzelnen Furchungszellen ungefähr so groß, als der doppelte Durchmesser einer jeden von ihnen beträgt, so dass noch ein breiter Dotterstreif zwischen den einzelnen peripher gelegenen Theilzellen sich vorfindet. Ihre Trennung durch den Dotter ist keine absolute, sondern durch starke Anastomose sind sie amöbenartig kontinuirlich verbunden und in

diesem Stadium repräsentiren sie daher schon dasselbe Bild, wie es von Weismann erst für ein viel älteres Stadium gegeben wurde.

Sechzehnzelliges Stadium.

Indem sich die acht Zellen des vorhergehenden Stadiums zu gleicher Zeit theilen, entstehen sechzehn Theilprodukte, welche sich in annähernd gleichmäßigen Abständen über die Eioberfläche vertheilen. Eine Orientirung über die Art der erfolgten Theilung ist daher nur an einem Zwischenstadium möglich, in welchem die vorhandenen acht Zellen sich eben zur Theilung anschicken (Fig. 5). In einem solchen Stadium lassen sich je vier Furchungszellen, von denen je zwei noch in Zusammenhang stehen, leicht zu einer Gruppe vereinigt zusammenfassen, so dass vier Gruppen von je vier Zellen die Bildung des sechzehnzelligen Stadiums repräsentiren. In der Mitte einer jeden der vier Gruppen muss die Zelllage des vierzelligen Stadiums zu suchen sein. Nach der Art der Lagerichtung, welche die Theilprodukte in den vier Gruppen einnehmen, lassen sich diese ohne Weiteres wiederum in zwei durch ihre differente Theilungsrichtung verschiedene Hauptgruppen von je acht Zellen sondern, von denen jede einzelne Gruppe ihre acht Theilzellen in gleicher Richtung aus einander weichen lässt, so dass in beiden Gruppen zwei Parallele durch je vier Furchungszellen sich legen lassen, und diese beiden Parallelsysteme in beiden Gruppen schiefwinkelig zu einander geneigt sind. Da also die Neigung des achtzelligen Stadiums gewahrt ist, bleibt die Asymmetrie der beiden Eihälften und ergiebt als Hauptmoment neben der Gleichzeitigkeit auch eine Gleichartigkeit der Theilung auf beiden asymmetrischen Eihälften. Und zwar erfolgt die Theilung in allen acht Zellen des vorhergehenden Stadiums senkrecht zur Theilungsrichtung des achtzelligen Stadiums, so dass in allen acht sich theilenden Zellen die Furchungsspindeln senkrecht zu den Furchungsspindeln des vorherigen Theilungsstadiums stehen. Dass die Theilung senkrecht zur vorhergehenden Theilung erfolgt, geht daraus hervor, dass immer zwei und zwei in Theilung begriffene Zellen einander näher stehen. In Fig. 5 stehen die Zellen $a_{,}$ und $a_{,,}$ und die Zellen $b_{,}$ und $b_{,,}$ einander genähert, so dass wir $a_{,}$ und $a_{,,}$ und ebenso $b_{,}$ und $b_{,,}$ von einem Ursprung entstanden und desshalb als zusammengehörig betrachten müssen.

Durch die senkrechte Theilung entstehen aber ferner, wenn die sechzehn Zellen nicht mehr nach ihrer Entstehung in die beiden besprochenen Hauptgruppen zusammengefügt werden, und daher die

Asymmetrie der beiden Eihälften unberücksichtigt bleibt, als beachtenswerthe Lagebeziehung durch Zusammenfügung je einer Gruppe von je vier Zellen aus jeder der beiden asymmetrischen Eihälften zu einer neuen Hauptgruppe zwei Zellbänder, aus je zwei parallelen Zellreihen gebildet, deren acht Zellen einen Kreisbogen von ungefähr $^2/_3$ der Eiperipherie darstellen. Durch die freibleibende Stelle der Eiperipherie tritt der zweite Kreisbogen ein, und sein erstes Zellenpaar liegt zwischen dem zweiten und dritten Zellenpaar des ersten Kreisbogens. Beide Kreisbögen zeigen ihre Öffnungen einander zugewandt. Zur schnelleren Auffindung der beiden Kreisbögen sei noch bemerkt, dass dieselben dadurch zu Stande kommen, dass die erste Gruppe von vier Zellen der einen mit der zweiten Gruppe der anderen asymmetrischen Eihälfte verbunden, den einen Kreisbogen, die beiden restirenden Zellgruppen den anderen Kreisbogen ergeben.

Eine Orientirung nach dem animalen und vegetativen Eipol ergiebt, dass derselbe zwischen dem zweiten und dritten Zellpaar der beiden Kreisbögen gelegen ist. Es kommen daher nach erfolgter vierter Theilung acht Zellen auf die animale und acht auf die vegetative Eihälfte zu liegen.

Als Résumé dieser Thatsache ergiebt sich der Umstand, dass auf Grund der Schiefstellung der Theilungsrichtung des vierzelligen Stadiums eine gleichmäßige Vertheilung der sechzehn Furchungszellen über die animale und vegetative Eihälfte nach gleichmäßiger auf einander folgender Senkrechttheilung der beiden letzten Furchungen herbeigeführt werden konnte. Hätten sich bei der zweiten Furchung die beiden excentrisch in der animalen Eihälfte gelegenen Furchungszellen gleichmäßig mit meridionaler Furchungsebene getheilt, dann wäre auch im sechzehnzelligen Stadium die Vertheilung auf animaler und vegetativer Eihälfte noch eine ungleichmäßige geblieben. Aus der weiteren Erwägung, dass eine Theilung mit äquatorialer Theilungsebene für das vierzellige Stadium ohne Weiteres denselben Erfolg für das sechzehnzellige Stadium ergeben hätte, geht noch deutlicher hervor, dass die schiefe Art der Theilung im Viererstadium nur einen Übergang zu einer Theilung darstellen kann, in welcher die Furchungsspindeln genau senkrecht zur Äquatorebene gelegen sind. Dass die auf Schiefstellung beruhende Asymmetrie der beiden Eihälften selbst, welche bis zum sechzehnzelligen Stadium deutlich zu Tage tritt, ohne Bedeutung für die Gestalt- und Lagebeziehung des späteren Embryos ist, geht aus der neu auftauchenden asymmetrischen Stellung in den sechzehn Furchungszellen hervor, welche den Beginn

für eine neue Gruppirung der peripheren Furchungszellen markirt. So steht die Schiefstellung selbst in keinem Causalzusammenhang mit den späteren Gestaltungsvorgängen am Ei und kann ihre Bedeutung allein in der gleichmäßigen Vertheilung der Furchungszellen über die Eiperipherie finden.

In dem quer über den animalen Eipol gehenden Zellband ist der Abstand zwischen dem zweiten und dritten Zellenpaar größer als zwischen allen übrigen Zellenpaaren. In diesem Stadium ist der Entfernungsunterschied noch unbedeutend, tritt jedoch in Folge der weiteren Theilungen bald scharf hervor, zumal diese Zellen im späteren Verlaufe in den Theilungen zurückbleiben. Ich werde später zeigen können, dass die Partie der Eioberfläche, welche die größeren Abstände aufweist, zur Ventralseite wird; die animale Eihälfte entspricht somit der späteren Ventralseite des Embryos, und die Längsachse des Embryos steht senkrecht auf der durch den animalen und vegetativen Eipol gelegten Achse.

Vergleichen wir nun die ersten beiden Furchungsrichtungen und das Resultat der vierten mit denen von Moina und Daphnella brachyura, so zeigt es sich, dass trotz der Verschiedenartigkeit der beiden ersten Furchungsrichtungen zu der durch animalen und vegetativen Eipol gelegten Hauptachse bei allen drei Formen in Bezug auf die Längsachse des Embryos das Resultat der vierten Furchung übereinstimmend das gleiche ist. Eben so wie bei Moina und Daphnella finden wir auf der dorsalen wie auf der ventralen Seite je acht Zellen vor, wobei hervorgehoben sei, dass bei Daphnella im Gegensatz zu Moina und Leptodora die Hauptachse des Eies zugleich Längsachse des Embryos ist. Während aber bei Moina sowohl wie bei Daphnella in der dorsalen wie der ventralen Eihälfte die acht Furchungszellen in gleicher Richtung zur Längsachse liegen, sind bei Leptodora die acht Furchungszellen mehr oder weniger schief zu der Längsachse geneigt. — Bis auf die unbedeutenden Entfernungsdifferenzen zwischen den Furchungszellen auf der ventralen Seite ist im sechzehnzelligen Stadium eine Differenzirung der einzelnen Blastomeren selbst noch nicht eingetreten. Sie sind in übereinstimmender Größe durch Anastomose zu je zwei mit einander verbunden, im Ganzen durch den bis zur Peripherie reichenden Dotter getrennt. Derselbe bleibt in diesem Stadium von der Furchung noch vollständig unberührt.

Zweiunddreißigzelliges Stadium.

Mit dem nächstfolgenden Stadium finden sich zweiunddreißig Zellen auf der Oberfläche des Eies in gleicher Größe und in ungefähr gleichen Abständen von einander. Das Zwischenstadium Fig. 6 zeigt alle sechzehn Zellen in Theilung begriffen, so dass nach der Größe der Theilprodukte oder der Zeit ihrer Theilung ein äußerer Unterschied unter den einzelnen Blastomeren nicht zu verzeichnen ist. Hier tritt der erste Unterschied in der Entwicklungsweise der Leptodora zu der der bisher beschriebenen Cladocerenentwicklungen zu Tage; im allgemeinen Theile werde ich auf diesen Punkt eingehen.

Die Vertheilung der zweiunddreißig Zellen ist folgende. Es lassen sich zwei Zellbänder aus je sechzehn Zellen gebildet am rotirenden Ei auf der Oberfläche deutlich abzählen. Jedes Zellband besteht aus zwei parallelen Zellschnüren, jede Parallele aus acht auf einander folgenden Zellen. Jedes der beiden Bänder umspannt ähnlich wie im vorhergehenden Stadium ungefähr $^3/_4$ der Eioberfläche, und durch das freibleibende Drittel legt sich das zweite Zellenband, so dass dessen erstes Zellenpaar zwischen die vierte und fünfte Zelle des ersten Zellenbandes zu liegen kommt. So ergiebt das Resultat der Theilung eine annähernd gleichmäßige Vertheilung der einzelnen anastomosirenden und noch durch Dotter getrennten Furchungszellen über die Eioberfläche. Zur genauen Feststellung der Lageverhältnisse fixirte ich auf einer Glaskugel nach einem schwach rotirenden Ei die Lage der einzelnen Furchungszellen, indem ich dünne Scheiben von Modellirwachs auf die Glaskugel klebte und zur Orientirung zweierlei Farben benutzte. Fig. 6 stellt das betreffende Stadium dar, ihrer Lage nach sind die Zellen nach dem Präparate selbst eingezeichnet, die verschiedene Färbung der Furchungszellen in der Zeichnung ist nach dem Glasmodell gegeben. Die sechzehn rothen Furchungszellen repräsentiren das eine Band, die sechzehn grünen das zweite. Auf beiden asymmetrischen Eihälften ist demnach die Theilung senkrecht zur vorhergehenden Theilung erfolgt, so dass die Furchungsspindeln des zweiunddreißigzelligen Stadiums zur Theilungsrichtung der vorhergehenden Theilung senkrecht stehen. So erhalten wir in Folge der asymmetrischen Lage der vier Urzellen vom Viererstadium in beiden asymmetrischen Eihälften eine Schiefstellung der beiden Theilungsrichtungen zu einander. Die Schiefstellung ist jedoch nur noch so lange erkennbar, als sich, eben so wie im vorhergehenden Stadium, Gruppen von je vier Zellen, von denen immer

zwei Zellen eben erst ihre Theilung beenden, zusammenfassen lassen. Ist erst die völlige Lösung der einzelnen Zellen von einander erfolgt, so dass zweiunddreißig Zellen sich gleichmäßig über die Eioberfläche vertheilen, dann schwindet die Asymmetrie der beiden Eihälften fast gänzlich. Es treten alsdann die beiden erwähnten Zellbänder scharf hervor. So ergiebt sich, dass jedes der Zellbänder aus der Hälfte der Zellen jeder der asymmetrischen Eihälften gebildet ist. Auf Grund ihrer Entstehung verlaufen beide Zellbänder nicht geradlinig, sind jedoch in Folge der gleichen Theilungsrichtung der sie bildenden Furchungszellen deutlich aus einander zu halten, zumal noch die zusammengehörigen Tochterzellen stets einander etwas genähert sind.

Ihrer Lage zu den beiden Eipolen nach geht das eine Band quer über den animalen, das zweite in gleicher Weise über den vegetativen Eipol hinweg, so dass die Hälfte eines jeden Zellbandes je zwei kreuzweise zu einander stehende Quadranten der beiden ursprünglich asymmetrischen Eihälften inne hat. Da somit in beiden asymmetrischen Eihälften je sechzehn Furchungszellen zu liegen kommen, so ist demnach mit dem zweiunddreißigzelligen Stadium die ursprüngliche Asymmetrie aufgegeben. Auf der Dorsalseite des Eies aber liegen von dem einen Zellbande die beiden Mittelgruppen von je vier Zellen von dem zweiten Zellbande die beiden Endgruppen und eben so auf der Ventralseite die beiden Mittelgruppen des einen und die beiden Endgruppen des anderen Zellbandes, so dass auch dorsal und ventral je sechzehn Zellen gelegen sind. Trotz dieser scheinbar völlig gleichartigen Vertheilung der Zellen über die Eioberfläche wird, was ich schon im sechzehnzelligen Stadium erwähnte, der Eindruck erweckt, als ob auf der Ventralseite die beiden Mittelgruppen unter sich und von den umgrenzenden Gruppen einen etwas größeren Abstand aufwiesen. Es hat den Anschein, als ob sich die beiden Endgruppen des einen Zellbandes sich vom ventralen Pol entfernend um ein Geringes der Äquatorlinie nähern wollten. Da diese Verhältnisse speciell für dieses Stadium nicht von der maßgebenden Bedeutung sind, und am rotirenden Ei genaue Messungen unmöglich sind, so gehe ich auf die gemachte Beobachtung hier nicht weiter ein. Der Verlauf der weiteren Theilungen wird ergeben, dass an dieser Stelle eine allmähliche Lageverschiebung der Furchungszellen zu der Äquatorlinie hin stattfindet, und es ist von geringem Belang, ob sich dieselbe schon in diesem oder erst in späteren Stadien nachweisen lässt.

Vierundsechzigzelliges Stadium.

Auf der folgenden Entwicklungsstufe weist das Ei vierundsechzig Zellen auf. Alle zweiunddreißig Zellen des vorhergehenden Stadiums theilen sich also gleichzeitig. Die Abzählung geschah auf die angegebene Art. Die Theilung ist in Fig. 7 noch nicht völlig beendet, je zwei und zwei Zellen stehen noch in Zusammenhang; so ist die Zusammengehörigkeit, und die Art der Theilung in Folge dessen leichter zu ermitteln. Das Bild ist folgendes: Zwei Hauptgruppen von je sechzehn Zellen liegen einander gegenüber, die übrigen zweiunddreißig Zellen bilden ein Zellband, welches in zwei Parallelen von je sechzehn Zellen zwischen diesen beiden Hauptgruppen in einer Wellenlinie mit zwei Wellenbergen verläuft. In den beiden Hauptgruppen bilden die zechzehn Zellen je vier Gruppen aus vier Zellen, welche insgesammt die gleiche Theilungsrichtung inne halten. — Die Theilungsrichtung der einen Hauptgruppe schneidet die Theilungsrichtung der anderen in einem Winkel von etwa 45°. Eben so lassen sich in dem wellig verlaufenden Zellbande von zweiunddreißig Zellen Gruppen von je vier vereinigen. Vier von diesen aus vier Zellen gebildeten Gruppen bilden dann ihrerseits wieder eine Hauptgruppe, jede dieser Hauptgruppen repräsentirt ein halbes Wellenthal und einen halben Wellenberg in dem einheitlichen Zellbande. Beide Hauptgruppen dieses Zellbandes beschreiben daher auf einander projizirt eine geschlossene Achterschleife: Fig. 7 (äquatoriales Zellband).

Werden nun zu den sechzehn Zellen der beiden einander unter einem Winkel von 45° gegenüberstehenden Hauptgruppen, welche in Fig. 7 über und unter dem Zellbande liegen, mit je sechzehn Zellen des Zellbandes mit entsprechend gleicher Theilungsrichtung verbunden, dann entstehen zwei neue Zellgruppen, welche sich aus dem zweiunddreißigzelligen Stadium ohne Weiteres herleiten lassen und dem zufolge auch die Art der erfolgten neuen Theilung ergeben.

Theilen sich im zweiunddreißigzelligen Stadium jede der vorhandenen Mutterzellen senkrecht zur vorangegangenen Theilung, so müssen die beiden sechzehnzelligen Zellbänder des zweiunddreißigzelligen Stadiums jedes nicht nur zweiunddreißig Zellen aufweisen, sondern auch für das neue Stadium dieselben gegenseitigen Lagebeziehungen beibehalten.

So sind zwei Zellbänder von vier Parallelen, jede Parallele aus acht Zellen entstanden, jedes der beiden Zellbänder umfasst wie im vorhergehenden Stadium ungefähr $^3/_4$ der Eioberfläche, so dass in

dem freibleibenden Viertel die vier Parallelen des zweiten Zellbandes hindurchgehen. Der animale sowie der vegetative Eipol liegt zwischen der zweiten und dritten Parallele und der vierten und fünften Zelle der betreffenden Parallelen. Die beiden Zellbänder verlaufen also quer über die beiden Eipole und von der ursprünglichen Asymmetrie ist nichts mehr vorhanden. Nachdem die Theilung vollständig erfolgt ist, ist das Ei von vierundsechzig Zellen gleichsam wie übersät.

Aus der ersten Betrachtung, wie ich sie an den Anfang der Darstellung dieser Furchung gesetzt habe, zeigt sich, dass im vierundsechzigzelligen Stadium das Zellmaterial, welches bestimmt ist in späteren Stadien die Ventralseite und die Dorsalseite zu bilden, sich bereits deutlich von der übrigen Masse der Zellen zu sondern beginnt. Und zwar liefern die sich kreuzweise gegenüberstehenden Hauptgruppen von je sechzehn Zellen Rücken und Bauch des späteren Embryos, das wellig verlaufende Zellband von zweiunddreißig Zellen, welches, wie nunmehr ersichtlich, im Äquator liegt, die Seiten desselben. In so fern aber im Verlauf der folgenden Furchungsvorgänge diese Lagebeziehungen zur Gewissheit werden, so fällt auf dieses Stadium das Hauptgewicht, da es den Übergang von der ersten Andeutung der Ventralseite, wie sie sich im zweiunddreißigzelligen Stadium in den acht auf dem animalen Pol gelegenen Furchungszellen in ihrem ersten schwachen Anfang bemerkbar macht, zu der in späteren Stadien scharf als Ventralseite sich markirenden Zellkomplex vermittelt. Und aus diesem Grunde, um eine genaue Orientirung der Ventral- und Dorsalseite nach den beiden Eipolen vornehmen zu können, habe ich mich der Aufgabe unterzogen, im vorhergehenden Stadium sowie in dem vorliegenden eine genaue Abzählung und Feststellung der gegenseitigen Lagebeziehung der einzelnen Furchungszellen vorzunehmen. Die Identität der Lagebeziehung der Bauch- und Rückenseite zu den beiden Eipolen bei den verschiedenen Cladoceren nachzuweisen, wird Aufgabe des theoretischen Theiles sein. Hier sei hervorgehoben, dass sie bei Moina rectirostris und Leptodora hyalina vorhanden ist, da die Längsachse der Thiere senkrecht zu der Hauptachse der beiden Eier steht.

Als eine weitere Erscheinung, die sich in diesem Stadium noch bemerkbar macht, ist zu erwähnen, dass sich um je vier Zellen eine seichte Einschnürung des Dotters bildet, so dass der Dotter von der Oberfläche betrachtet in polygonale Felder zerlegt wird. Die Einkerbung selbst ist eine nur auf die äußerste Schicht sich erstreckende, an Schnitten sind nur minimale Spuren dieser Furchung

vorhanden, der größere Theil des Dotters bleibt von ihr völlig unberührt. Da kurz vor der Theilung die einzelnen Zellen im Totalpräparat eine intensivere Färbung zeigen als nach erfolgter Theilung, so dürfte wohl anzunehmen sein, dass sie ihr Plasma auf der Oberfläche des Eies ausbreiten, um in möglichst nahe Berührung mit einander zu kommen. Diese Berührung, das heißt der Schluss zur Blastosphaera wird mit diesem Stadium jedoch noch nicht erreicht; die einzelnen Furchungszellen sind noch durch dazwischenliegende Dotterelemente getrennt. Der Dotter selbst füllt das Eiinnere noch vollständig aus, und ist eine Veränderung in ihm oder in seiner Form noch nicht zu konstatiren; immer sind es noch dieselben rundlichen Ballen wie zu Beginn der Furchungen.

Charakteristisch für die Art der Entwicklung ist die Gleichförmigkeit, mit welcher die Theilungen verlaufen, und der späte Beginn irgend welcher Differenzirung in den durch die Furchung entstandenen Theilzellen. Noch mit dem vierundsechzigzelligen Stadium ist von einem Beginn irgend welcher Werthdifferenz zwischen den vierundsechzig Zellen nicht die Rede. Im Gegensatz zu diesem Verhalten stehen alle bekannten Cladocerenentwicklungen. Ich möchte dieses Verhalten mit dem Dotterreichthum des Eies in Zusammenhang bringen.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung fällt es zunächst auf, dass die Zellen vom vierundsechzigzelligen Stadium nicht mehr zu der ursprünglichen Dicke der Mutterzellen heranwachsen. Die Zellen der folgenden Stadien sind flacher und daher am Totalpräparat durchscheinender, bis schließlich der Dotter des Eies nur von einem feinen Plasmaüberzug anastomosirender, durch kleine Zwischenräume getrennter Zellen überzogen ist. Bisweilen sind, da der Dotter sich mit Farbstoffen stark tingirt, und in Folge dessen eine starke Entfärbung desselben nöthig ist, um die dünnen Zellüberzüge heraus zu differenziren, nur noch die Kerne derselben gefärbt, während das Zellplasma selbst wie der Dotter des Eies gänzlich farblos erscheint und daher am Totalpräparat kaum noch zu erkennen ist. Die einzelnen Furchungen, wie sie in den weiteren Stadien auf einander folgen, habe ich nun übergangen. Die Zeit und Mühe, welche das immer schwerer werdende Abzählen macht, scheint mir nach den gewonnenen Resultaten mit dem noch weiter zu erhoffenden Erfolge nicht in Einklang zu stehen, so dass ich nunmehr zur Keimblätterbildung selbst übergehe.

II. Keimblätterbildung.

Der Umstand, dass mit dem weiteren Verlaufe der Furchungen die dem Dotter aufliegenden Blastodermzellen mehr und mehr an Dicke abnehmen, wird für die Orientirung über die Reihenfolge der nächsten Stadien und das wesentliche Entwicklungsmoment in dieser Reihe von Wichtigkeit. Während die erste gröbere Sonderung des für die Untersuchung vorbereiteten Materials zunächst scheinbar ein gänzliches Fehlen aller derjenigen Stadien ergiebt, in welcher die ersten embryonalen Körperformen in Bildung begriffen sind, dagegen eine übergroße Fülle scheinbarer Blastulastadien repräsentirt, führt nach der erfolgten Untersuchung der Furchungen der erwähnte Umstand dazu, durch geeignete Färbung und Differenzirung in den vermeintlichen Blastulastadien alle jene scheinbar fehlenden Zwischenglieder der Entwicklungsreihe zu suchen. Nach und nach entstehen dann als Repräsentanten der auf einander folgenden Entwicklungsphasen ähnliche Schattenbilder in der Leptodora-Entwicklung, wie sie Reichenbach (23) für Astacus gefunden hat, oder wie sie für Mysis von Nussbaum reproducirt sind (Figg. 8—18).

Als das wesentliche Moment in der Art der Entwicklung ergiebt sich also zunächst, dass sie abweichend von der Entwicklungsweise der bisher beschriebenen Cladocerenentwicklungen verläuft, bedingt durch den Dotterreichthum des Eies, und dass sie sich im Prinzip ihrer Entwicklung dotterreichen Malakostrakeneiern oder auch Eiern von Insekten anschließt. Es ist möglich, dass bei Daphnella, wenn auch nicht in so ausgeprägter Weise, ähnliche Verhältnisse zu Tage treten, zumal Samassa angiebt, dass alle Extremitätenanlagen gleichzeitig auftreten. Um von den betreffenden Stadien bei Leptodora möglichst klare Bilder zu erhalten, ist es nothwendig, die Eier vierundzwanzig Stunden in Boraxkarmin zu lassen und unter mikroskopischer Kontrolle so lange zu entfärben, bis der Dotter jede Spur einer Färbung verloren hat. War das Ei an mehreren Stellen punktirt, so war allseitig in das Zellplasma und dessen Kerne so viel Farbstoff eingedrungen, dass nach vollständiger Entfärbung des Dotters eine Spur desselben noch im Zellplasma vorhanden war, und die dünne Zelle von dem farblosen Dotter abhob, die Kerne selbst aber deutlicher in ihrer intensiveren Färbung hervortreten ließ. Nach der Differenzirung ist alsdann, da wegen der Kleinheit der einzelnen Partien auf der Eioberfläche die Form des Eies unversehrt bleiben muss, wegen der Zartheit des ganzen Gebildes eine sehr gründliche

Erhärtung, welche für die spätere Behandlung größere Widerstandsfähigkeit giebt, durchaus nöthig. Ich habe desshalb Eier dieser Stadien meist vier Wochen in 93%igem Alkohol gehärtet.

Da nun die amöboiden Zellen der Eioberfläche sich vom achtzelligen bis zum vierundsechzigzelligen Stadium in gleichmäßiger Weise fortlaufend getheilt haben, und der bloße Theilungsprocess als solcher noch über das vierundsechzigzellige Stadium hinaus deutlich zu verfolgen ist, so durfte wohl auch angenommen werden, dass durch allmähliches Fortschreiten des Theilungsprocesses schließlich eine allseitig geschlossene, einschichtige Zellenblase, eben so wie sie in der Entwicklung von Astacus vorhanden ist, zu Stande kommen würde.

Diese geschlossene Zellenblase fehlt in der Leptodora-Entwicklung. Noch bevor dieselbe zur Ausbildung gelangen kann, treten bereits im Inneren des Eies in mehrschichtiger Lage Zellmassen auf. Die Gastrulation schreitet also der Ausbildung der Blastosphaera voraus.

Bevor ich nun die in Frage kommenden Verhältnisse beschreibe, will ich versuchen, eine Erklärung für diese abweichende Form der Gastrulation, die meines Wissens in der Crustaceenentwicklung noch nicht beschrieben ist, zu geben. Zunächst steht auf Grund der gewonnenen Thatsachen die Annahme fest, dass außer rein mechanischen Gesetzen vor Allem phyletische Momente ausschlaggebende Bedeutung für den Modus der Gastrulation bei Eiern von gleichem Dottergehalt gewinnen. Wäre diese Grundanschauung falsch, dann müsste beispielsweise wie bei Astacus, das Leptodora-Ei vor der Gastrulation erst eine allseitig geschlossene Zellenblase entstehen lassen, da ein mechanischer Grund für das Ausbleiben derselben schlechterdings unauffindbar wäre. Eine phyletische Erklärung meine ich daher für das Fehlen des Blastulastadiums in der Leptodora-Entwicklung annehmen zu müssen. Noch deutlicher tritt die Nothwendigkeit dieser Annahme zu Tage, wenn wir erwägen, dass der Dottergehalt einen größeren oder geringeren Einfluss auf die Zahl der Blastodermzellen und der aus der Blastosphaera sich absondernden Entodermzellen mehr oder minder ausüben wird, was im Allgemeinen sich auch in den verschiedenen Crustaceenentwicklungen bestätigt findet. So würde auch aus rein ernährungsphysiologischen Gründen, zumal das Leptodora-Ei sich im Brutsaft der Mutter bis zur völligen Ausbildung entwickelt, eine Veranlassung für das auffällig vorzeitige Eindringen des Entoderms nicht vorliegen. Da nun trotzdem die Thatsache besteht, so nehme ich auch aus diesem Grunde an, dass der Dotterreichthum

des Leptodora-Eies eine Erwerbung aus neuerer Zeit bedeutet, und die Einwanderung zu einer Zeit geschieht, in welcher die für die Stammformen typische Zahl der Blastodermzellen ungefähr erreicht ist. Da phyletische Charaktere nicht sofort ohne Spur überwunden werden, so dürfte von diesem Gesichtspunkte aus das Fehlen der Blastosphaera oder das frühe Eindringen der Entodermanlage noch von einem Ei mit ursprünglich geringerem Dottergehalt übernommen sein, und zwar muss auf eine besonders nahe Beziehung zu Cladoceren mit dotterarmen Eiern geschlossen werden. Die Art der ersten Furchung, das Schwanken der Theilungsrichtung in der zweiten und das frühzeitige Eindringen der Entodermanlage mit Umgehung eines eigentlichen Blastosphaerastadiums sind die Gründe, die bis zu diesem Punkte der Entwicklung mich zu der Annahme von der sekundären Dottervermehrung im Leptodora-Ei veranlassen, andere kommen noch in dem Entwicklungsverlaufe hinzu, welche dieselbe weiter bestärken werden. Das Stadium, welches den Beginn für die ersten Differenzirungen unter den Blastodermzellen aufweist, und mit welchem die Bildung der Ento-Mesodermanlage ihren Anfang nimmt, stellt sich folgendermaßen dar:

Stadium A.

Die Eioberfläche wird von einer zunächst unbestimmbaren Zahl kleiner, sehr dünner Blastodermzellen, die jedoch, wie bereits bekannt, noch nicht zu einem festen Verbande zusammengeschlossen sind, überdeckt. Zwischen den einzelnen Blastodermzellen sind überall noch Spalten und Zwischenräume vorhanden, und die dichtgedrängte Masse der Dotterkugeln tritt an diesen Stellen noch deutlich bei oberflächlicher mikroskopischer Einstellung hervor. Das ganze Ei überspannt außerdem noch die dünne Schicht des ursprünglichen Rindenplasmas, und in dieses als Verdickungen eingelagert finden sich die einzelnen Blastodermzellen, welche sich ihrerseits zwischen die Dotterkugeln einnisten. Unter einander ist zwischen den einzelnen Blastodermzellen durch feinste amöboide Verästelungen eine Anastomose hergestellt. Wie bereits hervorgehoben, werden diese Details erst nach gründlicher Entfärbung des Dotters deutlich. Alsdann zeigt sich auch (Fig. 9), dass sich ein Theil der Oberfläche zunächst durch seine zartere Färbung von der übrigen Eioberfläche abhebt. In ihm ragen aus dem Eiinnern die Dotterkugeln bis dicht an die Oberfläche hervor, während sie im Übrigen zu ihrem weitaus größten Theile wenigstens von den kleineren Blastodermzellen bedeckt

bleiben. Auch in dieser zarter sich färbenden Stelle der Eioberfläche beweist eine feine Granulation die Existenz des äußerst zarten Plasmaüberzuges über die hervorragenden Dottermassen. Der Plasmaüberzug hat von seiner ursprünglichen Dicke am ungefurchten Ei bedeutend eingebüßt. Die physiologische Rolle, welche ihm während der ersten Furchungsstadien zufiel, ist mit der Vermehrung der Zellen auf der Oberfläche des Eies beendet. Es gelingt dann ferner auch für diesen Bereich der Eioberfläche gleichfalls amöboide Zellen mit ihren Kernen nachzuweisen. Sie sind jedoch um $^2/_3$ dünner als die übrigen Blastodermzellen und entgehen daher bei den ersten technischen Versuchen leicht der Beobachtung. Diese weitaus dünnere Art der Blastodermzellen zeichnet sich dann noch vor Allem durch ihre Größe aus. Das Zellplasma dieser Zellen ist also an Menge ungefähr gleich dem des übrigen Blastoderms, aber in anderer Lagerung befindlich, ausgespannt gleichsam einen größeren Theil der Dotterkugeln bedeckend. Es ist ungefähr der doppelte Theil, den jede von ihnen gegenüber den übrigen Blastodermzellen auf der Eioberfläche einnimmt. Die erste vom Blastoderm herausdifferenzirte Anlage des Ento-Mesoderms ist in ihnen gegeben. Ento- und Mesoderm ist also von Anfang an noch nicht getrennt, sondern in einer Anlage vereinigt. Die Seite der Eioberfläche, welche die Anlage trägt, ist in Fig. 9 dem Auge zugekehrt. Als Oberflächenbild zeigt sie die großen, dünnen, amöboid verästelten Zellen in besonders feinem röthlichen Hauch. Bei durchscheinendem Licht treten unmittelbar unter jenem Entodermüberzug unter einander in unregelmäßiger Anordnung liegend die Dotterkugeln in Gestalt eines Maschenwerkes markant hervor. Im Inneren des Eies ist in diesem Stadium keine Zelle vorhanden. Die kleinen indifferenten Blastodermzellen verursachen in Folge ihrer Dicke und dichteren Stellung auf den Oberflächenbildern die intensivere Färbung. Kurze Zeit nach der ersten Sonderung des Entoderms von dem übrigen indifferenten Blastoderm bilden sich einige der Entodermzellen zu gesonderten Mesodermzellen um.

Auf das Verwandtschaftliche dieser Erscheinung mit bestimmten Crustaceengruppen werde ich im allgemeinen Theile zurückkommen. Zunächst sind diese größeren Zellen einander gleichwerthig, und ich bezeichne die ganze Anlage desshalb kurz als Entoderm. Dieses Entoderm umfasst ungefähr $^1/_6$ der ganzen Eioberfläche. Somit steht die Ausdehnung des Entoderms unter den Crustaceeneiern, bei denen die Entodermanlage einen verhältnismäßig großen Theil der Eioberfläche

einnimmt, in erster Reihe. In ihrer Lage bestimmt sie zugleich die Lage des Gastrulamundes, der, was die spätere Entwicklung dann noch bestimmter hervortreten lässt, die ganze Ventralseite des Embryos von der künftigen endgültigen Mundöffnung bis zur Afteröffnung einnimmt. Entsprechend der Ausdehnung der Entodermanlage auf der Eioberfläche ist auch die Zahl der Entodermzellen, wie bereits erwähnt, eine entsprechend hohe. Es lässt sich nicht bestimmt feststellen, ob die Zahl der Entodermzellen konstant ist. Nur äußerst kurze Zeit steht das Ei in dieser Phase seiner Entwicklung still, und unmittelbar nach Entstehung derselben treten an den Rändern dieser Entodermscheibe Veränderungen auf, welche es alsdann sofort zweifelhaft erscheinen lassen, ob die betreffenden randständigen Zellen zur Entodermscheibe zu rechnen sind oder schon dem übrigen indifferenten Blastoderm angehören. Dass aber nicht unter 40 Entodermzellen vorhanden sind, darf als feststehend angesehen werden. Hinsichtlich ihrer Lage auf dem Dotter ist noch nachzutragen, dass ihre Kerne und mit diesen der Haupttheil des Plasmas in den Lückenräumen zwischen den Dotterkugeln gelegen ist. Ihrer Lage nach lassen sich die Entodermzellen in Längsreihen und Querreihen mit Leichtigkeit gruppiren, ein Beweis für die Ursprünglichkeit ihrer Lage.

Ein ungefährer Schluss auf die Zahl der Blastodermzellen ist auf Grund der Zahl der Entodermzellen möglich, eben so auf den Zeitpunkt der ersten Differenzirung der Entodermanlage als solcher. Vergegenwärtigen wir uns, dass im vierundsechzigzelligen Stadium bereits eine merkliche Sonderung in Dorsal- und Ventralseite eingetreten war, und nehmen wir dann eine erneute gleichmäßige, d. h. gleichzeitige Theilung für ein folgendes Stadium an, so würden wir 128 Zellen erhalten, welche entsprechend der verschiedenen Vertheilung im vorhergehenden Stadium dieselbe auch jetzt noch als Dorsal- und Ventralseite zum Ausdruck bringen müssten. Naturgemäß wird der dorsale und ventrale Bezirk bei der erneuten Theilung einen engeren Umkreis erhalten als er vordem besaß, das heißt ein Theil der 16 ventral und dorsal gelegenen Randzellen wird mit seinen Theilprodukten mit den Theilprodukten des ursprünglich äquatorialen Zellbandes vereint lateral eine breitere Zone um die Eiperipherie bilden, so dass nicht die doppelte Zahl von 16 Zellen in den dorsalen und ventralen Bezirk zu liegen kommen. Wir würden alsdann von diesem Stadium Bilder zu erwarten haben, welche außer einer deutlichen Vermehrung der Blastodermzellen zugleich

dorsal und ventral eine gegenüber dem vierundsechzigzelligen Stadium erhöhte, jedoch nicht verdoppelte Zahl von Zellen aufweisen, welche im Vergleich zu den übrigen Blastodermzellen in größeren Abständen von einander liegen und im Vergleich zum vierundsechzigzelligen Stadium einen kleineren Bezirk auf der Eioberfläche umschreiben. Dem ist in der That so. In einem Stadium, welches ich als Zwischenstadium der Kürze halber als *Z*-Stadium (Fig. 8) bezeichne, ist im Vergleich zum Stadium *A* (Fig. 9) in der Größe der Zellen eine kaum merkliche Differenz vorhanden. Da nun ferner auf der Dorsal- und Ventralseite des vorliegenden *Z*-Stadiums nunmehr in ungefähr $^1/_6$ der Eioberfläche ungefähr 20 Zellen liegen, so dass bei einer gleichzeitig erfolgten Theilung aller 64 Furchungszellen des vorhergehenden Stadiums für die restirende Gürtelzone von ungefähr $^4/_6$ Eioberfläche 88 Zellen übrig bleiben, und da ferner dieser Art der Zellvertheilung entsprechend in der That die Distanzdifferenz zwischen dorsal und ventral auf der einen Seite und lateral auf der anderen Seite nicht mehr so scharf zu Tage tritt, wie im vierundsechzigzelligen Stadium, so ist die Art der Zellvertheilung im *Z*-Stadium fast beweisend für die gleichzeitig und gleichartig erfolgte Theilung aller vierundsechzig Zellen des vorhergehenden Furchungsstadiums.

Da nun die differente Entodermanlage im vorliegenden Stadium $^1/_6$ der Eioberfläche einnimmt, und nunmehr aus etwa 40 Zellen besteht, auf der übrigen Eioberfläche aber die Zahl der Zellen vermehrt erscheint, so haben wahrscheinlich unter allen Zellen des *Z*-Stadiums nochmals Theilungen stattgefunden, und während dieser Processe müssen die im Stadium *A* zu Tage tretenden Wachsthumsmodifikationen zu suchen sein. In diesen Processen ist also das Entoderm entstanden, und an der Hand von Totalbildern und Schnitten gelingt es, den Moment des ersten Auftretens der differenten Entoderm-Urzellen genauer festzustellen. Während im *Z*-Stadium die Eioberfläche der Totalbilder auf $^1/_6$ noch mit ungefähr 20 Zellen bedeckt ist, zeigen die Schnitte, welche durch ein um weniges älteres Eistadium gelegt sind, dass die ventral gelegenen Zellen in der Zelltheilung dem übrigen Blastoderm nachfolgt. In der Schnittfig. 64 treffen wir an der Oberfläche fünf große Zellen in großen Zwischenräumen, während auf der übrigen Eiperipherie die Zellen dichter stehen und ungefähr um die Hälfte kleiner sind. Da sich nun diese großen Zellen auf dem größeren Theile der ganzen Schnittserie verfolgen lassen, so identificire ich dieselben als die in Längsreihen

gestellten Entoderm-Urzellen des *Z*-Stadiums, zumal sie ebenfalls $^1/_6$ der Eiperipherie einnehmen, so dass sie an Zahl unverändert die 20 Entoderm-Urzellen des *Z*-Stadiums darstellen. Somit macht sich unmittelbar nach dem *Z*-Stadium durch eine verlangsamte Theilung von ungefähr 20 Zellen die erste Entodermdifferenzirung bemerkbar. Dieselbe ist zugleich aller Wahrscheinlichkeit nach die erste Theilungsdifferenz seit der ersten Furchung.

Der Ursprung der Entodermzellen ist mithin gegeben. Ich führe denselben auf das vierundsechzigzellige Stadium zurück und nehme an, dass ein Theil der ventral gelegenen 16 Furchungszellen zum Entoderm geworden ist. Da nun feststeht, dass die differente Entodermscheibe nie die zweifach verdoppelte Zahl von 64 Zellen aufweist, so nehme ich mit Bestimmtheit an, dass im vierundsechzigzelligen Stadium ein Theil der Theilprodukte der 16 ventral gelegenen Furchungszellen zu dem späteren Ektoderm, ein Theil, und zwar der central gelegene, zu dem Entoderm erst nach erfolgter Theilung sich herausdifferenzirt. Während die 20 Entoderm-Urzellen des *Z*-Stadiums sich theilen, nehmen die indifferenten Blastodermzellen zugleich wieder an Größe zu, und es ergiebt sich dann dem zufolge ein Totalbild mit ungefähr gleich großen Zellen und weniger scharfen Grenzen an der Entodermscheibe. Erst mit dem nächsten Entwicklungsbilde Stadium *A* tritt die verschiedene Wachsthumsenergie zwischen Entoderm und indifferentem Blastoderm wieder zu Tage. In dem Stadium, welches für diese Betrachtung als Ausgangspunkt diente, und welches ich dem folgenden Abschnitt als *A*-Stadium voransetze, hebt sich dann, wie im Eingang dieser Entwicklungsepoche bereits eingehend geschildert war, die Entodermscheibe mit mindestens 40 Entodermzellen deutlich ab. Die wiederum und nunmehr konstant verlaufenden Theilungen in dem randständigen Blastoderm sind die Ursache für die auffälligen Größenunterschiede in demselben Maße, wie das seit dem *Z*-Stadium sich bemerkbar machende Bestreben der Entodermzellen, eine möglichst hohe Flächenausdehnung ihres Zellplasmas herbeizuführen. Erwähnen will ich noch, dass diese Erscheinung mit der Zellvermehrung in dem randständigen Blastoderm zunimmt, so dass sie als eine Folge dieser regen Zelltheilung, wie ich sie im folgenden Abschnitt eingehend behandeln werde, angesehen werden darf. In so fern nun mit dem Vorhandensein einer deutlich sich abhebenden Entodermscheibe wesentliche Wachsthums- und Vermehrungsunterschiede in den einzelnen Blastodermpartien auf der Eioberfläche Hand in Hand gehen, welche das bis zu dieser Ent-

wicklungsetappe einigermaßen durchgeführte Princip der Gleichmäßigkeit aller Theilungsvorgänge am Ei aufheben, und in so fern sie die nunmehr auftretenden Zellgruppirungen und Gestaltungen auf der Eioberfläche einleiten, bilden sie den Markstein zwischen dem bisher durchlaufenen Entwicklungsweg und dem nun folgenden Abschnitt in der Embryologie des Thieres. Die ersten Anzeichen für die Neugestaltungen, wie sie in der Weiterentwicklung des *A*-Stadiums sich geltend machen, werden daher in einem neuen Abschnitt zusammen mit den aus ihnen folgenden Entwicklungsbildern zur Darstellung kommen.

III.

Mit der schärferen Ausbildung der differenten Entodermscheibe werden die Wachsthumsunterschiede unter den die Eioberfläche bedeckenden Blastodermzellen immer größer. Das Entoderm bleibt zunächst auf dem Stande seines Zellmaterials stehen, statt dessen aber macht sich eine bedeutende Steigerung der Wachsthumsenergie der randständigen Ektodermzellen bemerkbar, wie das indifferente Blastoderm nunmehr im Gegensatz zu der Entodermscheibe bezeichnet werden darf. Die folgenden Entwicklungsstadien zerfallen in drei Hauptphasen und anschließend an das zuletzt dargestellte bezeichne ich sie als Stadien *B*, *C* und *D*.

Stadium B.

Zunächst kommt es, und damit charakterisirt sich das erste Stadium, in dem Ektoderm, welches unmittelbar der Entodermscheibe angrenzt, allmählich zu einer schnelleren Zelltheilung, welcher ein Zellwachsthum vorausgeht. Schon im Stadium *A* waren die ersten Andeutungen hierfür vorhanden. So kommt in der ersten Phase dieser Erscheinung ein Bild zu Stande (Fig. 10), in welchem zunächst nach der Anordnung und der Größe der Zellen auf der Eioberfläche drei Gebiete unterschieden werden: 1) die Entodermscheibe, 2) die sich lebhaft theilenden Randzellen um die Entodermscheibe und 3) auf der dieser entgegengesetzten Eihälfte von der Theilung noch nicht berührte größere Zellen mit größeren Zwischenräumen unter einander, das indifferente Ektoderm. Hier entsteht der Rücken, in den sich theilenden Randzellen die Seiten des Thieres und in der Entodermscheibe, wie schon erwähnt, die Ventralseite. Die Hauptaufmerksamkeit beanspruchen die Theilungsvorgänge um die Entodermscheibe,

welche das ursprüngliche Bild vollständig verwischen und eine Klarlegung der sich abwickelnden Processe stark erschweren.

Es stellt sich nämlich aus dem weiteren Verlauf dieser Vorgänge heraus, dass unter den Entodermzellen, welche zunächst jedes Größenwachsthum suspendirt haben, die ersten Andeutungen und Folgen eines vom Centrum radiär nach dem Rande der Entodermscheibe gerichteten Auseinanderweichens sich bemerkbar machen.

Durch die in den Randpartien gesteigerten Theilungsvorgänge nun einerseits und die Lageverschiebung der Entodermzellen nach dem Rande hin andererseits findet da, wo die Entodermzellen mit den sich vermehrenden Ektodermzellen in Kontakt kommen, eine Zusammenziehung der Entodermzellen und somit eine Verdickung derselben statt, so dass sich an der Grenzpartie die Unterschiede zwischen dem Entoderm und dem Ektoderm fast ganz aufheben. In diesen Stadien erscheint es alsdann zunächst, als ob die Zahl der Entodermzellen zurückgegangen wäre. Wenn alsdann die sich vermehrenden Ektodermzellen einen immer größeren Raum in Anspruch nehmen, dann füllen sie am Rande der Entodermscheibe die Zwischenräume zwischen den einzelnen Entodermzellen aus und gelangen auf diese Weise allmählich in die Entodermscheibe hinein, so dass die randständigen Entodermzellen alsdann zwischen das specifische Ektoderm zu liegen kommen. Nur die Größe und mehr ovale Gestalt der Kerne kann dann noch den Ausschlag geben für die Natur der Zellen; die Ektodermzellen haben etwas kleinere runde Kerne.

Die Wanderung der Entodermzellen geschieht, wie dies schon jetzt scheinen will, nicht gleich stark nach allen Richtungen, sondern der Hauptstoß ist nach dem Hinterrande der Entodermscheibe gerichtet. Der Hinterrand der Entodermscheibe ist zugleich die hintere Partie des werdenden Embryos. Spätere Stadien zeigen, dass hier die Bildungsstätte für den Thoracoabdominaltheil gelegen ist, während am gegenüberliegenden Rande sich der Kopf herausgestaltet, und die beiden Seiten der Entodermscheibe dann zunächst hauptsächlich von der Bildung der Ruderantenne in Anspruch genommen werden. — Da an gut konservirten Eiern eine Auflösung der Entodermzellen nicht nachweisbar war, so musste die fehlende Zahl der Entodermzellen, welche mit der Ausdehnung der in wachsender Vermehrung begriffenen Ektodermzellen immer höher stieg, innerhalb dieser Ektodermzellen selbst zu suchen sein, zumal sich in späteren Stadien herausstellte, dass keine einzige der Entodermzellen schließlich in Folge ihrer Wanderung in der ursprünglichen Entodermscheibe zurückgeblieben

war. Die zur Eruirung dieser ziemlich komplicirten Verhältnisse vorgenommenen Messungen an verschiedenen Eistadien von gleicher Eigröße ergaben folgende Zahlen für die Größe der Entodermscheibe in den auf einander folgenden Überwachsungsstadien:

Stadium *B*[1] = 0,160 mm
- *C* = 0,136 mm
- *D* = 0,085 mm.

Mit dieser Größenabnahme geht innerhalb der Entodermscheibe eine Abnahme der Entodermzellen Hand in Hand. Und dass nicht etwa die als Entoderm in Anspruch genommenen Zellen sich von den Rändern der Scheibe her selbst successive theilen, ergiebt das folgende Stadium, in welchem zugleich auch die weiteren Unterschiede in der Art der Energie der Zelltheilungen des Ektoderms auftreten.

Stadium C.

Da, wo im vorhergehenden Stadium die vereinzelten Entodermzellen der äußersten Randpartie bereits stellenweis zwischen sich Ektoderm aufwiesen, sind dieselben durch die weitere Vermehrung im Ektoderm ganz von diesen überwachsen, in eine untere Zellschicht also hinabgedrängt und hier in diesem Stadium gerade sind sie dann, da die ektodermalen Zellvermehrungen sich fortwährend in schneller Folge fortsetzen, in den Entodermzellen aber bisher jedes Wachsthum aufgehört hat, in Folge dessen durch ihre ursprüngliche Größe namentlich aber durch die ovale Form ihrer Kerne von dem sie bedeckenden Ektoderm deutlicher als bisher gekennzeichnet. Nun wird es auch so recht erwiesen, dass es die in Wanderung begriffenen Entodermzellen der ursprünglichen Entodermscheibe sind; denn deren Schwesterzellen, welche mehr der Mitte der Entodermscheibe entstammen und dem Hinterrande der Entodermscheibe zuwandern, drängen sich hier in gleicher Weise wie die randständigen Zellen der Entodermscheibe in Fig. 10, unmittelbar vor dem immer weiter vorwachsenden Ektoderm zusammen. Und da es zwischen den nach vorn sich lebhaft vermehrenden Ektodermzellen und dem nach hinten drängenden Entoderm eine Zeit lang gleichsam zum Kampfe kommt, findet eine Ruhepause in der Entwicklung scheinbar statt, so dass die Zahl der gerade in diesem Stadium gefundenen Eier eine ver-

[1] Gemessen mit Zeiss $\frac{A}{3}$ vom Vorderrande zum Hinterrande der Entodermscheibe.

hältnismäßig hohe ist, und auf diese Weise für das aus dem vorhergehenden und dem nächstfolgenden Stadium schwer verständliche der Entwicklungserscheinungen die genügende Deutung ermöglicht wird. Rings um die Entodermscheibe geben in diesem Stadium zahlreiche Kerntheilungsfiguren in gleicher Weise wie in Fig. 10 Zeugnis von der Lebhaftigkeit der Vermehrungsvorgänge, doch da am Vorderrande wie zu den Seiten der Keimscheibe nur vereinzelt die Entodermzellen nach außen wandern und in Folge dessen hier der gegenseitige Widerstand nur gering ist, und das Entoderm, erst einmal aufgenommen von den es mehr und mehr umgebenden Ektodermzellen, leicht von diesen durch Überwachsung in ein tieferes Niveau gedrängt wird, so bleibt am Hinterrande, wo die größere Zahl der Kerntheilungsfiguren das weitaus größte Wachsthum am Ei zeigt und wohin der weitaus größte Theil der Entodermzellen drängt, der größere Widerstand. Und schon jetzt geben diese zahlreichen Theilungsfiguren am Hinterrande der Entodermscheibe die erste Andeutung, dass die mehr und mehr von Zellen sich entblößende Entodermscheibe in der Hauptsache von hinten her nach vorn überwachsen wird. Wie in Fig. 10 finden sich in $1/3$ der Entodermscheibe am Hinterrande derselben und schon etwas über denselben nach außen hinausgerückt die größere Zahl der Entodermzellen eng zusammengedrängt, rings von den kleinen Ektodermzellen umgeben, in denen Kerntheilungsfiguren überaus häufig sind und von denen schon vereinzelt einige Zellen über die größeren Entodermzellen hinübergedrängt sind. In der lichteren Stelle der Entodermscheibe tritt unter dem feinen Plasmaüberzug das Maschenwerk der Dotterkugeln immer deutlicher hervor.

Das mit diesem Stadium besonders deutlich zur Geltung kommende gegensätzliche Verhalten der Produkte des Entoderms und Ektoderms zeigt als das Ursächliche der ersten Differenzirung beider Keimblätter, sofern dieselbe, wie sich nunmehr mit aller Bestimmtheit verfolgen lässt, auf Wachsthumsdifferenzen basirt, ein rein entwicklungsgeschichtliches Moment. Die Furchungszellen waren bis zum Beginn der zweiten Entwicklungsepoche einander gleich, die Vertheilung derselben war ebenfalls noch nach dem vierundsechzigzelligen Stadium fast eine gleichmäßige, das Eiinnere war gleichmäßig von Dotterkugeln erfüllt, ein äußeres Moment war für ein nothwendiger Weise verschiedenartig verlaufendes Wachsthum nicht gegeben, und doch kam es noch vor der gleichmäßigen Ausbildung der Blastosphaera zur ersten Wachsthumsdifferenz, welche in sich das erste Zeichen einer

auftretenden Zelldifferenzirung bedeutete. Von diesem Zeitpunkte an stand sich Ektoderm und Entoderm verschieden einander gegenüber. Die Deutung dieser Erscheinung habe ich bereits im Anfange des zweiten Abschnittes in der sekundären Dottervermehrung zu geben gesucht, durch welche das Entoderm sich schneller schon vor der Blastosphaera in größerer Zellzahl herausbildet, um dann in Anlehnung an den ursprünglichen Entwicklungsgang, so lange die eigenen Vermehrungsprocesse zu suspendiren, als wie das Ektoderm den Bestand von Zellmaterial erlangt hat, um eine einheitlich geschlossene Zellenblase zu ergeben.

Einen weiteren Stützpunkt aber für das Sekundäre der in Erwägung gezogenen Vorgänge scheint die Entwicklungsart, wie sie die beiden letzten Bilder ergeben, zu enthalten. Dieses unregelmäßige sich Ineinanderschieben der Entoderm- und Ektodermzellen macht durchaus den Eindruck, als wenn ursprüngliche Verhältnisse gestört und stark variirt wären. Wenn das Auseinanderweichen der Entodermzellen, durch welches das Sichineinanderschieben zu Stande kommt, mit der späteren Bildung des Mitteldarmrohres in konstruktiver Hinsicht in Zusammenhang stände, dann ließe sich das Auseinanderweichen der Entodermzellen als nothwendiges erstes Glied für die Konstruirung des Mitteldarmrohres in Anspruch nehmen und mit Recht als etwas Ursprüngliches deuten. Es müsste dann aber auf das erste Auseinanderweichen eine allmähliche, gleichmäßige Umwachsung des Dotters bis über die Dorsalseite hin erfolgen, wie dieses bei Mysideen und Arthrostraken auch der Fall ist, wo dann in der That das erste Auseinanderweichen der Entodermzellen das für die Konstruktion des Mitteldarmrohres unentbehrliche Anfangsglied darstellt. Bei der Leptodora ist, wie die folgenden Stadien sehr bald ergeben, die Art der Bildung des Mitteldarmes eine durchaus andere. Wie schon aus dem zuletzt beschriebenen Stadium hervorgeht, kommt es schon kurz nach dem ersten Auftreten der Erscheinung bei Leptodora nicht zu einem gleichmäßigen Auseinanderweichen des Entoderms nach allen Seiten, sondern der größere Bestandtheil des Entoderms drängt nach hinten und bildet auf diese Weise eine geschlossene Zellenlage, welche dann, wie die folgenden Stadien zeigen werden, nach ihrer ektodermalen Überwachsung ihre Lage auf der Ventralseite bewahrt und nicht peripher um die Dorsalseite gleichmäßig herüber wächst.

Dieser fundamentale Gegensatz in der Bildung des Mitteldarmrohres zeigt, dass auch in dem ersten Auseinanderweichen bei Lepto-

dora und bei den erwähnten Crustaceen ein fundamentaler Unterschied besteht, und dass den gleichscheinenden Anfangsgliedern eine verschiedene Ursache für ihre Bildung innewohnt. Und der Umstand, dass die Entodermscheibe, da sie später als einschichtige Lage auf der Ventralseite liegen bleibt, nicht als geschlossene Platte versinkt, und dass das Ektoderm sich nicht in gleichmäßiger Überwachsung über dieselbe hinwegzieht, spricht für das sekundär Abgeänderte der ganzen Enwicklungsweise. Die Folgen, welche diese Entwicklungsform mit sich bringt, sind augenscheinlich. Das stark entwickelte Entoderm bleibt in seiner Weiterentwicklung eine Zeit lang zurück, statt dessen werden im Ektoderm die Theilungsvorgänge stark angeregt. Es ist nicht anzunehmen, dass beide Thatsachen beziehungslos nur gleichzeitig neben einander eintreten, sondern zwischen beiden besteht ein Causalzusammenhang. Aus der über den Dotter sich ausbreitenden Lage der Entodermzellen dieses und der vorhergehenden Stadien und aus der Funktion eines Theiles der Entodermzellen als typische Dotterzellen oder Vitellophagen möchte ich annehmen, dass sich in den vorliegenden Stadien auf Grund der abgeänderten Ernährungsweise des Eies eine Art Arbeitstheilung bemerkbar macht. Die Entodermzellen ernähren die randständigen Ektodermzellen. Diese Art der Arbeitstheilung ist jedoch nicht auf Grund eines ursprünglichen Dotterbesitzes als Ursache für die frühzeitige Herausdifferenzirung des Entoderms anzusehen. Dagegen spricht nicht allein das Fehlen einer ähnlichen Erscheinung bei ursprünglich dotterreichen Eiern, sondern auch die ungleichmäßige Einzeleinwanderung der Entodermzellen trotz der einheitlichen Anlage derselben. Es wird durchaus der Eindruck erweckt, als wenn es ähnlich wie bei dotterarmen Eiern zu einer einheitlichen Einstülpung eines im Blastosphaerastadiums vorgebildeten Entoderms kommen sollte, und dass es der Dotterreichthum ist, welcher diese phylogenetische Bildungsweise auflöst und einen neuen Einwanderungstypus erzwingt. Die Kompression des Eidotters würde diese Annahme wesentlich unterstützen.

Bevor ich die in Frage kommenden Verhältnisse weiter verfolge, möchte ich noch auf die Schnittfiguren 19 und 20 verweisen. Beide sind Längsschnitte, ungefähr durch die Mitte der Entodermscheibe gelegt. Fig. 19, welche einen Schnitt durch das Stadium *B* darstellt, zeigt neben den flachgezogenen großen Entodermzellen am Hinterrande der Scheibe in Folge der stärkeren Ektodermvermehrung eine Zusammenziehung und Anschwellung der Entodermzellen; auf diesem Schnitt liegen vier dieser großen Entodermzellen neben einander, und

dieser Kreisbogen der Eiperipherie ist daher mit dem in der Fig. 10 als *Ent* bezeichneten Theil der Entodermscheibe zu identificiren. Die folgenden und vorangehenden Schnitte zeigen dieselben Bilder. An diesem Stadium vorgenommene Messungen ergaben im Vergleich mit den Messungen an Totalbildern und an Schnitten des vorhergehenden und des folgenden Stadiums nochmals mit völliger Bestimmtheit die Identität der zusammengezogenen Zellen mit den ursprünglich flach ausgezogenen Zellen aus dem hinteren Abschnitt der Entodermscheibe. Fig. 20, ebenfalls ein Längsschnitt durch die Mitte der Entodermscheibe, welcher der Zeit nach mit einem durch das Stadium *C'* gelegten Längsschnitt zu identificiren ist, zeigt die Ursache für das Zusammenziehen der Entodermzellen in den sich über die äußersten derselben hinüberdrängenden Ektodermzellen. Die Ektodermzellen sind schon merklich kleiner geworden.

Weder in der vorhergehenden noch in dieser Schnittserie sind Dotterzellen im Inneren des Dotters, welcher nach wie vor das Eiinnere dicht erfüllt, und dessen Elemente auch noch denselben Charakter beibehalten haben, vorhanden. Wenn daher in der nächsten Folge sich Dotterzellen herausbilden, so sind es Umbildungsprodukte des Entoderms. Mit der Entstehung dieser Dotterzellen leitet die Entwicklung zum Stadium *D* hinüber.

Stadium D.

In diesem Stadium ist die Überwachsung der Entodermscheibe noch stärker vorgeschritten, so dass von den zusammengepressten Entodermzellen aus dem hinteren Abschnitt der Scheibe keine derselben mehr auf der Eioberfläche sich befindet, vielmehr (Fig. 11) von einer größeren, in lockerem Zusammenhange stehenden Zahl von kleinen Ektodermzellen überdeckt ist. In der Abbildung scheinen unter diesem lockeren Zellüberzuge stellenweis die großen Entodermzellen aus dem Inneren hervor, und diese Stellen scheinen in Folge ihrer Mehrschichtigkeit im Totalbild intensiver gefärbt. Nur bisweilen zeigen, namentlich in den Seiten der ursprünglichen Entodermscheibe, die unter den kleinen, zerstreut liegenden Ektodermzellen durchscheinenden Dottermaschen die ursprüngliche Größe der Entodermscheibe. In dem noch auf der Oberfläche selbst befindlichen Stück der ursprünglichen Entodermscheibe ist in Folge des Wanderns der Entodermzellen der Zusammenhang zwischen ihnen noch mehr gelockert. Die in den Zwischenräumen der Dotterkugeln eingenisteten Entodermzellen erscheinen jedoch nunmehr im Gegensatz zu dem vorhergehenden Sta-

dium zusammengezogen und daher in mehr kompakter Gestalt. Als neue Erscheinung treten dann am Totalpräparat zunächst an dem Vorderrande und an den Seiten der Entodermscheibe am deutlichsten einige unter den entodermalen Wanderzellen als Dotterzellen hervor. Ihre Größe und die längsovale Gestalt ihrer Kerne charakterisirt sie als differente Produkte des Entoderms. Zunächst noch unbedeutend in ihren differenten Charakteren, wachsen sie in den nächstfolgenden Stadien über das Doppelte an Größe an, und ihre Kerne erlangen dann spindelförmige Gestalt. Auf ihre Entstehung zurückgeführt, sind es die dem Entoderm in der Wanderung vorausgehenden Zellen der Randpartie der Entodermscheibe, so dass die meisten der nach vorn und nach den Seiten wandernden Zellen zu Dotterzellen werden, die nach hinten wandernden aber nur in ihrer Randschicht Dotterzellen zur Ausbildung bringen. Offenbart sich auf diese Weise in den randständigen wandernden Entodermzellen ihre ernährungsphysiologische Funktion, so scheint die Beziehung in dem Stillstande der Wachsthumserscheinungen im Entoderm, welcher ungefähr bis zum Stadium *C* deutlich zu verfolgen war, zu der im Verlauf dieser Stadien lebhaft angeregten Wachsthumsenergie in dem angrenzenden Ektoderm gegeben. Das augenfällige Zurückbleiben der Entodermentwicklung, die Ausbreitung des Zellplasmas über einen möglichst großen Theil der Dotterkugeln von Seiten der Entodermzellen selbst während eines kurzen Abschnittes innerhalb dieser Entwicklungsphase, die Erscheinung der Ausbildung der randständigen Zellen in der Entodermscheibe zu typischen Dotterzellen, diese drei Momente erscheinen in ihrem Zusammentreffen, sobald sie in Beziehung gebracht werden zu den Wucherungserscheinungen in den ektodermalen Randpartien als Anhalt dafür, dass diese entodermalen Zellelemente schon im Embryonalleben im Interesse des in Bildung begriffenen Embryos sich in Funktion befinden. Das Äußerliche der ganzen Erscheinungen spricht wenigstens für diese Deutung, obwohl ein direkter Beweis nicht zu erbringen ist. Erst wenn die ektodermalen Wucherungen namentlich am Hinterrande der Entodermscheibe ungefähr über $^1/_3$ der Entodermscheibe sich ausgebreitet haben, sind wiederum geringe Vermehrungsvorgänge im Entoderm zu konstatiren. Mit der Zellvermehrung geht in gleichem Schritt die Zellwanderung des Entoderms nach hinten, so dass in diesem Stadium bald mehr bald weniger Entodermzellen in der noch unbedeckten Entodermscheibe angetroffen werden. Im Stadium *D* ist es alsdann am Hinterrande der Entodermscheibe zu einer deutlichen dem aboralen Eipole zu-

gekehrten Ausbuchtung des Entoderms gekommen, welches durch seine Färbung unter dem Ektoderm schon bei schwacher mikroskopischer Vergrößerung am Ei hervortritt. In diesem Stadium erstreckt sich die nach hinten geschobene Masse des Entoderms auf ungefähr ein Drittel des Eidurchmessers in die Breite, und ist nur ein halb mal so lang als breit. Über die in der Mitte der Keimscheibe gelegenen Entodermzellen sind bereits vereinzelte Ektodermzellen hinübergetreten, welche durch ihre besondere Kleinheit leicht übersehen werden. Eben so ist die ektodermale Zellmasse zu beiden Seiten des ursprünglichen Entodermherdes in Folge der fortgesetzten Theilungen erheblich in ihren Elementen kleiner geworden, so dass der Kontrast dieser Zellen im Gegensatz zu den dorsal gelegenen schon in diesem Stadium recht deutlich hervortritt. Der Zusammenhang der Entodermzellen lockert sich in der Folge mehr und mehr. Die erste Anlage des unteren Blattes liegt zum weitaus größten Theile im Bereich der Entodermscheibe, so dass sich schon aus den Totalbildern herausstellt, dass das Wandern der Entodermzellen zunächst auf eine Koncentration der Zellen von vorn und von den Seiten der Entodermscheibe nach der Mitte ihres Hinterrandes hinausläuft.

Figg. 21 und 22 stellen Längsschnitte durch dieses Stadium dar. Namentlich in den durch die Mitte des Embryos gelegten Längsschnitten dieser Schnittserie, welcher die beiden Figuren entnommen sind, liegen die Entodermzellen gleichsam durch einander gedrängt in verschiedenen Lagen. Theilungsfiguren habe ich nicht gefunden, eine Entodermvermehrung findet daher in diesem Stadium höchstens nur erst ganz vereinzelt statt. Da ferner, wie dieses auch bereits das Totalpräparat zeigte, auch aus der vergleichenden Zusammenstellung der Schnittserien des Stadiums *C* und des vorliegenden Stadiums ergiebt, dass im Vergleich zu der ursprünglichen Entodermscheibe die ganze Anlage bereits an Breitenausdehnung abgenommen hat, so ist wohl anzunehmen, dass auch von den Seiten der hinteren Hälfte der Entodermscheibe her ein Theil der Entodermzellen nach der Mitte des Hinterrandes der Scheibe zusammendrängen. Zunächst bilden nach den Längsschnitten die im Eiinnern als unteres Blatt sich ausbreitenden Entodermzellen ein verästeltes mit kleineren oder größeren Zwischenräumen versehenes Zellenwerk, so dass die Zellen den Eindruck von amöboiden Wanderzellen hervorrufen. Die Kerne dieser Entodermzellen sind bereits deutlich oval und einige derselben, an Schnitten tritt dieses am besten am Vorderrande der Entodermanlage hervor, durch die Größe und die etwas länger gezogene Form ihrer

Kerne bereits als Dotterzellen gekennzeichnet. In der Entodermscheibe selbst, welche im Vergleich zum Schnitt 19 fast um die Hälfte kleiner geworden ist, liegen sie von einander getrennt und nur drei Entodermzellen sind in dem vorliegenden Schnitt 21 noch an der Oberfläche anzutreffen, an den übrigen Schnitten, welche durch die ursprüngliche Entodermscheibe gehen, ist das Verhältnis ein ähnliches. Über den im Inneren liegenden Entodermzellen breiten sich die kleineren, viel dichter stehenden Ektodermzellen in mehrschichtiger Lage aus. Aus den Schnitten gewinnt man den Eindruck, als ob durch die lebhafte Vermehrung im Ektoderm unter den Zellen ein Drängen zu Stande käme. Meist habe ich im Ektoderm tangentiale Theilungsfiguren gefunden. Unmittelbar hinter den letzten Entodermzellen stehen in den Schnitten die Ektodermzellen in größeren Zwischenräumen.

Für die Art, in welcher die Keimblätterbildung vor sich geht, ist somit festgestellt, dass es bereits in einem frühen Stadium während der Bildung der Blastomeren zu einer differenzirten Urentodermanlage von einer größeren Zahl von Entodermzellen kommt, und dass diese Anlage durch Überwachsung von Seiten des Ektoderms und eine nur in geringer Ausdehnung stattfindenden Immigration das untere Keimblatt liefert. Trotz der einheitlichen Anlage des Entoderms kommt es also nicht zu einer Invagination derselben, verhindert durch den Widerstand des Dotters, es findet auch keine vereinzelte Einwanderung einzelner Zellen aus dem in Frage kommenden Verbande statt, was schon die Charakterisirung desselben als gleichmäßig differente, einheitliche Anlage ausschließt, sondern die ganze Anlage wird zum Versinken gebracht, aktiv in geringerem Umfange durch Wanderung der betheiligten Zellen und passiv durch Überwachsung der Ektodermzellen vom aboralen Pole aus. Die Keimblätterbildung steht also zwischen der eigentlichen Invagination und der Immigration als Zwischenglied. Die Beziehung dieser Art der Keimblätterbildung zu der verwandter Formen, und die Schlüsse, welche sich aus derselben für die phyletische Stellung der Leptodora ergeben, behandle ich im zweiten Theile der Untersuchungen eingehender.

IV.

Stadium E.

Mit dem Auftreten der folgenden Erscheinungen gelangt das Ei in eine neue Periode seines Embryonallebens, welche von der eben

durchlaufenen sich dadurch abhebt, dass mit ihr die ersten Differenzirungen der einzelnen Körperregionen am Ei beginnen, und welche in ihrem Verlaufe vor der Herausbildung der ersten körperlichen Embryonalform ihr Ende erreicht. Während demnach das Wesentliche der letztbesprochenen Entwicklungsperiode darin bestand, dass auf der einen Seite ein Überwuchern des Ektoderms über das ursprüngliche Bereich der Entodermanlage und auf der anderen Seite eine Koncentrirung der Entodermzellen um die Mitte des Hinterrandes der ursprünglichen Entodermscheibe das Resultat aller Wachsthums- und Wanderungserscheinungen war, so besteht das Wesentliche der neuen Erscheinungen nicht so sehr in Wachsthumsvorgängen, als vielmehr in Gruppirungsprocessen des sich weiter vermehrenden Zellmaterials. Dadurch, dass die Zellen der Eioberfläche sich um gewisse Centren in bestimmter Anordnung gruppiren, kommen für die Embryonalstadien dieser Periode Bilder zu Stande, welche sich am besten als embryonale Schattenbilder bezeichnen lassen, und welche, wie bereits erwähnt, mit den entsprechenden Entwicklungsstadien von Astacus und Mysis unter den Crustaceen ihrem Wesen nach eine auffällige Verwandtschaft haben. Die Reihe dieser Stadien ist eine große. Zunächst beginnt von allen Seiten in den lateral zur Entodermscheibe gelegenen Ektodermzellen ein Wandern nach einem etwas seitwärts von dem im letzten Stadium sich markirenden Rande der Entodermscheibe gelegenem Centrum. In Fig. 12 finden sich daher die gesammten Zellmassen zu beiden Seiten des Gastrulamundes bereits in Kurvenstellung in der Weise, dass sie je näher dem Centrum in desto engeren, je weiter nach außen in desto weiteren Kurven stehen. Noch ist das Centrum selbst nicht deutlich ausgeprägt, doch lässt die Lagebeziehung der einzelnen Kurven die spätere Lage desselben bereits vermuthen. So repräsentirt dieses Stadium den Beginn der Zellkoncentration und ist ein Beweis für die Richtigkeit der Reichenbach'schen Anschauung. Es findet in der That ein Wandern der Zellen nach einem Centrum hin statt und nicht, wie vielleicht anzunehmen wäre, ein von einem Centrum ausgehender successiver Theilungsprocess. Die weitaus größte Zahl der Theilungsfiguren finden sich in den äußeren Kurvenlinien, und mit zunehmender Koncentrirung lässt sich trotz lebhafter Theilungen in den peripheren Zellenkreisen doch eine Entblößung der äußersten Gebiete der von der Koncentrirung betroffenen Partie der Eioberfläche nachweisen. Zur Ergänzung der Reichenbach'schen Beobachtungen über die koncentrische Anordnung der Epithelzellen in den Bezirken erster Organ-

bildungen ist zu erwähnen, dass in Folge der ungleichen Wanderung nur gelegentlich koncentrisch geschlossene Kreise sich finden, dass vielmehr in der Regel von einem Punkte einer geschlossenen Kreislinie eine kurze koncentrisch gebogene Kreislinie abzweigt, die dann nur aus einigen wenigen Zellen besteht und sich zwischen zwei koncentrische Kreise einschiebt.

Im letztbeschriebenen Stadium fanden sich durch große Zwischenräume von einander getrennt die über den ursprünglichen Entodermrand hinübergewucherten Ektodermzellen in annähernd gleicher Vertheilung. Im vorliegenden Stadium ist die Zahl dieser den Gastrulamund überdeckenden Zellen zwar größer geworden, trotzdem aber ist es bisher weder zu einem völligen Verschluss des Gastrulamundes noch überhaupt zu einem epithelialen Ektodermverbande auf der ursprünglichen Entodermscheibe gekommen. In der Mitte des Gastrulamundes befinden sich die Ektodermzellen in lichterer Stellung, und bevor noch ein völliger Verschluss des Gastrulamundes eintritt, wandern die Ektodermzellen nach den Randpartien zu beiden Seiten wieder aus einander, um sich an den Kurvenbildungen zu beiden Seiten des Gastrulamundes zu betheiligen. Wie bereits erwähnt, entsteht aus diesen ersten Kurvenbildungen zu den Seiten des Gastrulamundes die Ruderantenne, sie ist somit dasjenige Extremitätenpaar, welches vor allen anderen zur Bildung gelangt. Die ersten Erscheinungen, welche die Bildung der Ruderantenne wie der weiteren Organe einleiten, bestehen außer den Koncentrirungsvorgängen noch im Wesentlichen aus Wucherungserscheinungen im epithelialen Zellverbande nach innen. Und da die Wucherungserscheinungen im Bereich einer Anlage nur stellenweise auftreten, so erhält der Embryo im Präparat ein fleckiges Aussehen. Dass dieser Wachsthumsmodus nur eine Folge der Ernährungsweise des Eies ist, ergiebt am deutlichsten die Abbildung in Fig. 12, denn mit dem stärkeren Auftreten von Wucherungen ist stets ein Vorhandensein von einer größeren Zahl von Dotterzellen verbunden. In diesem Stadium sind die Dotterzellen auf beiden Seiten bereits über die Ruderantennenanlagen hinaus vorgedrungen, eben so sind sie über die Thoracoabdominalanlage bis gegen die Dorsalseite und vorn bis in das Bereich der sich nunmehr herausdifferenzirenden Scheitelplatten gewandert, je weiter vom Gastrulamunde entfernt, in desto weiteren Zwischenräumen. So weist ihre Lage zurück auf ihren Ursprung, auf die randständigen Zellen der Entodermscheibe. Ihre Zahl ist in Zunahme begriffen, ihre Kerne haben das Vierfache ihrer ursprünglichen Größe erreicht und treten

unter dem ektodermalen Verbande deutlich durch die Intensität ihrer Färbung hervor.

Die zweite Differenzirung, welche sich zugleich mit den Ruderantennenanlagen bemerkbar macht, ist die Bildung der beiden Scheitelplatten. Vorn am Gastrulamunde differenziren sich im Ektoderm einzelne auffallend große Zellen mit großen leicht färbbaren Kernen heraus. Sie entstehen nicht von einem Centrum aus nach einander oder gleichzeitig, sondern zerstreut bildet sich eine oder die andere der Ektodermzellen, während dazwischenliegende indifferent bleiben, zum Ektoderm der Scheitelplatten um. In Fig. 12 sind auf diese Weise ungefähr 15 Zellen auf jeder Seite entstanden. Diese beiden primären Anlagen sind von einander weit entfernt ganz in die Ecken des Vorderrandes des Gastrulamundes gerückt. Während diese Zellen jetzt noch zerstreut sind, liegen sie kurze Zeit später eng zusammen in koncentrischer Anordnung, und der Umstand, dass ihre Zahl sich dabei nicht weiter erhöht, spricht deutlich für die Wanderung der differenten Zellen nach einem Centrum hin.

Trotz der großen Zahl der in diesem Stadium vorhandenen Dotterzellen sind außer den eigentlichen unter dem Thoracoabdominaltheil befindlichen Entodermzellen im Bereich der ursprünglichen Entodermscheibe am Totalpräparat noch vereinzelte Entodermzellen unter dem Ektoderm nachweisbar. Die Größe ihrer Kerne hebt sie von dem Ektoderm ab. In den seitlichen Partien der ursprünglichen Entodermscheibe im Bereich der Ruderantennenanlagen liegen mehrere dieser restirenden Entodermzellen zusammen bereits ganz von Ektodermzellen überwachsen. Dass dieselben aber zu beiden Seiten der Mitte des Gastrulamundes als eine einheitliche Anlage aufzufassen sind, ist nach den zahlreich untersuchten Eiern zu bestreiten. Sie gewähren in diesem Stadium durchaus den Eindruck, als ob sie von der Mitte her nach den Seiten des Gastrulamundes in Wanderung begriffen wären. Diese unter dem Ektoderm noch in dem Bereich des Gastrulamundes befindlichen Entodermzellen sind für die weiteren Entwicklungsvorgänge im Auge zu behalten, da sie diejenigen Zellelemente sind, aus denen in späteren Stadien aller Wahrscheinlichkeit nach die Genitalanlage entsteht. Über die Lageverhältnisse dieser Zellen geben die Schnittserien durch dieses Stadium bessere Auskunft als die Totalpräparate. Schnittfig. 23 stellt einen Längsschnitt durch die Seite der Keimscheibe dar, der unmittelbar seitwärts von der Scheitelplatte durch den Embryo geführt ist. Zwar ist er einem etwas späteren Stadium entnommen, doch

sind die Beziehungen aus ihm zu dem in Betracht kommenden Stadium noch ersichtlich. In den auffallend kleinen und sich in einander drängenden Ektodermzellen ungefähr in der Mitte der Keimscheibe zeigt sich die Bildung der Ruderantenne.

Unter dieser und noch weiter nach vorn finden sich einige wenige Entodermzellen in einem dicken Blutplasma. Auf dem folgenden Schnitte Fig. 24, dem ersten, welcher durch die Scheitelplatte geht, und eben so auf allen weiteren, welche zwischen beide Scheitelplatten durch die Mitte des Gastrulamundes geführt sind, findet sich keine Entodermzelle mehr am Vorderrande des Gastrulamundes vor. Nur noch einige Dotterzellen treten hin und wieder in den Schnitten durch diese Partie des Embryos auf. Nur in den mehr seitwärts gelegenen Schnitten finden sich in der in Betracht kommenden Partie noch Entodermzellen vor. Zwischen Ektoderm und Dotter breitet sich also von der Ruderantenne an sich unter dieser hinziehend seitwärts bis hinauf zur Scheitelplatte auf beiden Seiten des Gastrulamundes eine in einem dicken Blutplasma eingebettete Schicht einiger zerstreut liegender Entodermzellen aus. Die Breitenausdehnung dieses Zellstranges ist durch die Breite der Ruderantenne bestimmt, über dieselbe nach innen geht er also nicht hinaus. Diese Entodermzellen unterscheiden sich im vorliegenden Stadium in nichts von denen, welche unter dem Ektoderm des Thoracoabdominaltheiles gelegen sind, und wie diese sind es Theilprodukte der in den vorhergehenden Stadien aus der Entodermscheibe nach allen Seiten hinausgewanderten gleichwerthigen Entodermzellen.

Wenn aus diesen seitlich gelegenen Entodermzellen die Genitalanlage entsteht, so ist dieselbe ihrer Lage nach auf einige in den Seiten der Entodermscheibe des Stadiums *D* gelegenen Entodermzellen zurückzuführen, ihrem Wesen nach, da es nicht bestimmte Entodermzellen sind, welche zu Dotterzellen werden, oder welche zur Bildung des Mitteldarmrohres zusammentreten, mit allen Zellen der Entodermscheibe gleichwerthig. Der Embryo der Leptodora würde also in seiner ersten Bildung keine einheitliche Genitalanlage besitzen, welche nach erfolgter Theilung nach beiden Körperseiten aus einander rückt. Von vorn herein sind es vielmehr zwei gesonderte Zellterritorien, welche die beiden Ovarien des Thieres ergeben.

Würde es sich in der Bildung der Genitalanlage um eine Erscheinung handeln, welche von der Stammesentwicklung abwiche, und würde eine frühzeitige Herausdifferenzirung einer einheitlichen Genitalanlage ein entwicklungsgeschichtliches Moment sein, welches

dem ganzen Stamme in dem Sinne angehörte, als es auf Qualitätsunterschieden basirte, dann dürfte die Hineinziehung der Genitalzellen in die entodermalen Zellen, von denen die Randzellen Dotterzellen, die übrigen das Mitteldarmrohr und seine Anhänge liefern, bei der Leptodora kaum zu deuten sein. Würde die Genitalanlage schon in den vorhergehenden Stadien different vor allen anderen Zellen vorhanden sein, und würde mit Umgehung der ersten sichtbar einheitlichen Anlage sofort eine Zweitheilung der Geschlechtsanlage zu Stande kommen, dann wäre die Gleichzeitigkeit der Herausdifferenzirung dieser Genitalzellen zusammen mit der Herausdifferenzirung der Entodermzellen und obenein noch die Gleichartigkeit der äußeren Erscheinung aller dieser Zellen in der Entodermplatte ein auffälliges Zusammentreffen. Es darf desshalb vielleicht angenommen werden, dass Entodermzellen und Genitalzellen ihrem Wesen nach in diesem Stadium noch völlig gleichwertig sind, und dass dem zufolge das frühzeitige Auftreten des Genitalorgans in der Entwicklungsgeschichte anderer Cladoceren nicht auf einer wirklichen Differenz des für die verschiedenen Organe in Anspruch genommenen Zellmaterials beruht, sondern dass die Absonderung für ein bestimmtes Organ als reine Folge der Entwicklungsbedingungen bald früher bald später in der Entwicklung der verschiedenen Cladoceren eintritt. Es könnte vielleicht angenommen werden, dass in erster Linie der Dottergehalt die erste Anlage der Genitalzellen bestimmt, so dass bei dotterärmeren Eiern nur eine beschränkte Zahl von Zellen in einheitlicher Anlage, bei dotterreicheren eine größere Zahl nach Maßstab des Dotterreichthums dann sogar in getrennter Lage das Genitalorgan in seinem ersten Auftreten repräsentirt. Da im Verlauf der folgenden Stadien sich die Genitalanlage aus dem Entoderm als gesondertes Organ herausdifferenzirt, so bildet das vorliegende Stadium *E* das Bindeglied, welches den Ursprung des Genitalorgans verständlich macht. Nicht das späte Auftreten der Genitalanlage in der Leptodora-Entwicklung ist also das Wesentliche, als vielmehr die Art der Entstehung selbst, welche sich weder an bestimmte Zellen knüpft, — wenigstens giebt es hierfür keinen augenscheinlichen Gegenbeweis — noch aus einer einheitlichen Anlage herzuleiten ist. Als Folge dieser Erscheinung ist die Vorstellung wohl nicht ganz unberechtigt, dass noch in der Stammreihe der Cladoceren nicht mit Nothwendigkeit das Genitalorgan als eine einheitliche qualitative differente Zellanlage vor allen anderen Zellen im Organismus vorhanden war, sondern dass die Stelle, an welcher sich Genitalzellen absonderten, dieselben Zellen

besaß, wie sie der übrige Zellorganismus aufwies. Die Leptodora-Entwicklung würde dann in dem Stadium *E* jene Verhältnisse aus der Stammesgeschichte repräsentiren, in der es gleichgültig war, welche von den in einem bestimmt umgrenzten Bereich des Körpers gelegenen Zellen Genitalzellen wurden, und da im weiteren Verlaufe der Stammesgeschichte eine paarige Anlage zur Ausbildung gelangte, so tritt bei Leptodora dieser Stammescharakter von vorn herein in der Entwicklung auf. Da das Stadium *E* die einleitende Phase der Naupliusperiode darstellt, so kommt es bei der Leptodora erst im Verlaufe der Naupliusperiode selbst zur wirklichen Abscheidung des Genitalorgans.

Erwähnt sei noch, dass die ursprünglich indifferenten Ektodermzellen, welche der Dorsalseite genähert waren, bereits regeren Antheil an der Ausbildung der Keimscheibe nehmen. Unmittelbar hinter der Thoracoabdominalanlage stehen die Zellkerne des Ektoderms dicht neben einander. Zwar ist auf der Dorsalseite selbst ebenfalls ein geschlossener Verband unter den Zellen erreicht, bereits berühren sich die Zellen mit ihren polygonalen Rändern, die Kerne stehen aber in weiteren Zwischenräumen und die Zellkörper sind flach aus einander gezogen.

Im Übrigen besitzt der Embryo in diesem Stadium noch völlige Kugelform, alle Vorgänge sind also Zellvermehrungs- und Zellgruppirungsvorgänge im Bereich der Eioberfläche selbst. Der Embryo ist von der ursprünglichen Eihaut umgeben. Wenn ich kurz das Entwicklungsresultat, welches in diesem Stadium erreicht ist, zusammenfasse, so sei zunächst hervorgehoben, dass es zu einem Verschluss des Gastrulamundes nicht kommt. Derselbe geht vielmehr direkt in seinem vorderen Theile in die spätere Mundöffnung über. Indem er die ganze Ventralseite des Embryos umfasste, bricht hinter ihm mit der Anlage des sechsten Segmentes die Afteröffnung durch. Bisher war der Urmund bis gegen die Mitte hin annähernd überwachsen, und besonders in dem letzten Stadium war die Überwachsung, deren erste Anfänge sich in den Stadien *C* und *D* bemerkbar machten, stark fortgeschritten. So wird, wenn auch nicht eine völlig geschlossene, so doch eine dichtere Gruppirung der Ektodermzellen auf dem Gastrulamunde mit dem Stadium *E* erreicht. Es wird also vom Stadium *D* des vorhergehenden bis zum Stadium *E* der vorliegenden Entwicklungsperiode die Schließung des Gastrulamundes im Princip festgehalten. Dass es in Wirklichkeit nicht zum definitiven Schlusse des Gastrulamundes kommt, sondern dass das auf dem Gastrula-

munde befindliche Zellmaterial, wie bereits erwähnt, zur Bildung der Ruderantennenanlagen herangezogen wird, und es dann nochmals zu einer sekundären Überwachsung kommen muss, zeigt, dass die in dem Stadium *E* ihrem Abschluss nahe primäre Überwachsung in der Leptodora-Entwicklung ein Moment ist, welches einen phyletischen Entwicklungscharakter respräsentirt.

Das Entoderm, welches nach seiner Versenkung bereits eine augenscheinliche starke Zellvermehrung aufweist, erstreckt sich als eine gleichmäßig starke Plasmamasse, in welcher die einzelnen Zellen unregelmäßig zerstreut liegen, zwischen den beiden Ruderantennenanlagen über den hinteren Theil und die beiden Seiten des Gastrulamundes unter den Antennen und geht nach vorn zu beiden Seiten der Scheitelplatten über die ersten ektodermalen Koncentrationen der Ruderantennen hinaus. Die amöbenartig wandernden Dotterzellen sind bereits im ganzen Bereich der Eiperipherie, vereinzelt bereits auf der Dorsalseite, anzutreffen.

Stadium F.

In dem Weiterverlauf werden die ersten schattenhaften Anlagen auf der Eioberfläche deutlicher. Die Keimscheibe wird dunkler gegenüber der übrigen Eioberfläche, die Koncentrirung der Zellmassen nach der Keimscheibe hin schreitet fort. Aber nicht allein, dass die Zellmassen der Keimscheibe vermehrt erscheinen, so finden zugleich in den einzelnen Theilen derselben noch wesentliche Umgestaltungs- und Neubildungsvorgänge statt. Von hinten her drängen gegen die Mitte der Scheitelplatten die schon im vorhergehenden Stadium in Wucherung begriffenen kleinen Zellen und haben sich im vorliegenden Stadium bereits zwischen die großen Zellen hineingeschoben, so dass ein Ausschnitt in die ursprünglich rundlichen Anlagen entsteht, und dieselben nach vorn gedrängt werden (Fig. 13). Auf diese Weise gewinnt auf beiden Seiten die Anlage Kegelform mit abgerundeter Spitze. Außerdem hat sich die Anlage von den Ecken des Gastrulamundes etwas nach der Mitte zusammengezogen, so dass Umlagerungsprocesse bereits herausdifferenzirter Zellen auf der Eioberfläche zu konstatiren sind. Mit der Wanderung der Scheitelplatten nach der Mittellinie des Eies hat auch der Wucherungsherd unterhalb der Scheitelplatten an Ausdehnung zugenommen, so dass die Antennenanlage nach hinten zurückgedrängt erscheint. Während im Stadium *E* wegen des ersten Beginnes der Zellkoncentrirung eine Eruirung der Centren nicht ganz leicht war, zeigen sich nunmehr neben den Neubildungen der

ersten Antenne und der Mandibel deutlich zwei gesonderte Centren mit den dazu gehörigen Zellkurven. Wenn aus dem späteren Verlauf der Extremitätenbildung der Ruderantennen sich ergiebt, dass dieselbe aus drei in gesonderter Anlage sich bildenden Zellkomplexen von koncentrischer Zellstellung zusammenwächst, so ist die obere Zellkoncentration des vorliegenden Stadiums *F* als der Exopodit, die untere, seitwärts geneigte als Endopodit für die Ruderantenne des ausgebildeten Thieres in Anspruch zu nehmen. Sobald aber in Betracht kommt, dass der Haupttheil dieser Extremität, der Stamm erst am Embryo mit vier Thorakalextremitäten als dritter Zellkomplex zur ersten Anlage kommt, und dass, wie die Stadien *F*, *G* und *H* zeigen, eine sekundäre Umlagerung der beiden Zellkoncentrationen vor sich geht, so dass die obere sich auf der Eioberfläche seitwärts nach außen, die untere medianwärts nach innen schiebt, so wird, zumal die Lagebeziehung und die auffällig schnelle Bildungsweise der ersten Antenne und der Mandibel etwas von der Erwartung Abweichendes enthalten, die Vorstellung erweckt, als ob den beiden ersten Zellkoncentrationen des Stadiums *E* und *F* von vorn herein nicht ihre definitive Bestimmung innewohnte. In ihrer Lage unter einander und unmittelbar unter der ersten Anlage der Scheitelplatten rufen sie, so lange uns die folgenden Stadien nicht bekannt sind, den Eindruck von zwei gleichwerthigen, auf einander folgenden Extremitätenpaaren hervor. Neben diesen beiden Zellkoncentrationen zeigt im Bereich des Gastrulamundes die Fig. 13 die in Bildung begriffene erste Antenne und Mandibel; die Kleinheit der Zellen und ihre dichte Koncentration zeigt die Schnelligkeit der Bildungsweise. In Parallelstellung zu den äußeren Zellkoncentrationen liegen sie unmittelbar hinter den Scheitelplatten, neben den beiden Koncentrationen der Ruderantenne sich berührend, unmittelbar hinter einander. Auf diese Weise wird der Gastrulamund an seinen Rändern verengt, und da von vorn her zwischen die beiden Scheitelplatten eine immer intensivere Zelleinwanderung sich bemerkbar macht und den Vorderrand des Gastrulamundes um die beiden Innenschenkel der Scheitelplatten zu umwachsen beginnt, so erscheint derselbe in diesem Stadium deutlich breiter als lang und zwar hinter der Mandibelanlage nach dem Thoracoabdominaltheil hin stark erweitert. Auf dem Gastrulamunde finden sich weniger Zellen als im vorhergehenden Stadium. Unter ihnen scheinen die noch in diesem Bereich befindlichen Dotterzellen mit ihren großen Kernen deutlich durch. Die Überwachsung ist daher wieder zurückgegangen, und die zurück-

wandernden Zellen haben an den Seitenrändern das Material für die Anlage der ersten Antenne und der Mandibel geliefert. Die Thoracoabdominalanlage hat an Ausdehnung nur unwesentlich zugenommen, zeigt dagegen aber eine dichtere Zellgruppirung. Im Gegensatz hierzu ist der Zusammenhang der außerhalb der Keimscheibe gelegenen Zellen ein lockerer geworden, und namentlich auf der Dorsalseite erscheinen die Zellen desshalb stark abgeflacht. Längsschnitt 25 geht seitwärts von der Mediane durch die Scheitelplatte hindurch, so dass er den Gastrulamund noch trifft. Der Gastrulamund kennzeichnet sich durch die Dünnschichtigkeit seines Plasmaüberzuges. Unter ihm liegt am Vorderrande eine der großen amöboiden Dotterzellen. Die Zahl der Entodermzellen unter der Thoracoabdominalanlage ist eben so wie an diesem Schnitt so auch durch die ganze Schnittserie hindurch nicht vermehrt. Die Zellen unterscheiden sich aber bereits deutlicher vom Ektoderm als im vorhergehenden Stadium durch die Größe und rundliche Gestalt ihrer Kerne, welche nach wie vor in einem dicken Blutplasma eingebettet sind. Es ist demnach eine Zellvermehrung im Ektoderm des Thorakaltheiles eingetreten, welche die Zellkleinheit des Ektoderms zur Folge hat. Unter der Scheitelplatte findet sich gemäß dem vorhergehenden Stadium keine Entodermzelle vor. Zwischen den großen Zellen der Scheitelplatte und dem Gastrulamund finden sich, wie der Schnitt 25 zeigt, die zwischen die Ektodermzellen der Scheitelplatte hineingewanderten kleinen Ektodermzellen. Auch am Hinterrande des Gastrulamundes finden sich kleinere Ektodermzellen als im Endabschnitt der ektodermalen Thoracoabdominalplatte, so dass wohl auch an dieser Stelle eine Zellvermehrung vom Rande des Gastrulamundes aus stattfindet, welche eine Ausdehnung der Thorakalplatte über den Gastrulamund zur Folge hat. Erwähnt sei im Anschluss an den Längsschnitt 25, dass sich unter den Entodermzellen der Thoracoabdominalanlage bereits das Bestreben bemerkbar macht, eine einheitliche Entodermplatte zu bilden, während noch im vorhergehenden Stadium die Mitteldarmzellen im Anschluss an die erste Einwanderung eine ungleichmäßige Vertheilung aufwiesen. Auf dem Schnitt liegen die Entodermzellen größtentheils bereits perlschnurförmig neben einander gereiht, und nur vereinzelt liegen noch Entodermzellen außerhalb dieser Zellreihe. Schnitt 26, welcher etwas seitwärts vom Schnitt 25 durch dasselbe Ei gelegt ist, geht durch die Anlage der ersten Antenne und der Mandibel. In der Mitte des Schnittes ist da, wo die große amöboide Dotterzelle dem Ektoderm anliegt, noch der letzte Theil des

Gastrulamundes getroffen. Unmittelbar davor liegen die kleinen Ektodermzellen der sich bildenden Extremitäten am Rande des Gastrulamundes.

Unterhalb dieser Anlagen nun zeigt der Schnitt 26 und der Schnitt 27, welcher einem etwas jüngeren Stadium entnommen ist und nur ein Weniges der Mediane genähert ist, so dass er noch den Außenschenkel der Scheitelplatte getroffen hat, vier flach gezogene Entodermzellen. Verfolgt man die beiden Schnittserien nach den beiden Seiten, nach den Anlagen der Ruderantenne hin, so treten, wie Fig. 28, welche der ersten Schnittserie entnommen ist, zeigt, immer wieder vereinzelte Entodermzellen mit ihren längsovalen Kernen und ihrer flachen spindelförmigen Gestalt auf. In weiten Zwischenräumen sind sie durch eine dünne Plasmaschicht mit einander verbunden. In der Lage dieser entodermalen Zellschicht zu den ektodermalen Theilen ist keine wesentliche Veränderung im Vergleich zum vorhergehenden Stadium eingetreten, das Blutplasma aber, in welches diese Zellen im vorhergehenden Stadium eingebettet waren, ist fast völlig geschwunden, und die einzelnen flachgezogenen Zellen haben sich zu einer einheitlichen Lage im Bereich der ersten Antenne, der Mandibel und der Ruderantenne dicht unter dem Ektoderm ausgebreitet. In ihrer Mitte steht diese entodermale Zelllage nach hinten mit dem Entoderm der Darmanlage noch in Verbindung. In den Schnitten 26, 27 und 28 zeigt sich dann ferner die bereits eingetretene Differenzirung der in Frage kommenden Entodermzellen. Die Kerne der im Thorakaltheil liegenden entodermalen Zellen sind im Gegensatz zu diesen rund, die Dotterzellen aber haben auffallend größere Kerne und sind außerdem meist amöbenartig verästelt.

Da im Thorakaltheil noch keine Segmentation vorhanden ist, und der Embryo außer der Kopfanlage in seinen Zellkoncentrationen auf der Eioberfläche drei Paare von Extremitätenbildungen aufweist, so spiegelt er in diesem Stadium den Nauplius des Crustaceenstammes wieder. Wie dieser Nauplius sich aber zeigt, ist er weit von irgend welcher selbständigen Form entfernt und stellt sich als durchaus embryonale Entwicklungsstufe der Leptodora-Entwicklung selbst dar. Um so mehr ist dieses der Fall, als die erste Antenne und die Mandibel gemäß ihrer späteren Einästigkeit als einfache Zellkoncentration auftreten, die zweite Antenne aber schon die Modalität ihrer Entwicklungsweise in der doppelten Zellkoncentration von Beginn ihrer Bildung zur Schau trägt. Indem hierzu die gegenseitige Lageverschiebung der drei vorhandenen Extremitätenanlagen hinzukommt,

zeigt es sich, dass die stattgehabten Umbildungserscheinungen während der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Leptodora selbst diesem Stadium ihren Stempel aufgedrückt haben, so dass in der Leptodora-Entwicklung selbst in embryonaler Weise der Nauplius in seiner Ursprünglichkeit geschwunden ist. Sofern aber, wie bereits erwähnt, keine definitiven Lagerungsverhältnisse der einzelnen embryonalen Anlagen in diesem Stadium zu Tage treten, sondern außer der bereits erfolgten sekundären Umlagerung der Scheitelplatten in den folgenden Stadien noch weitere in ausgedehnter Weise stattfinden werden, so ist möglichenfalls die ursprüngliche gegenseitige Lagebeziehung auf ursprüngliche Verhältnisse zurückzuführen. Und um so mehr möchte ich dieses annehmen, als die Art des Auftretens der ersten Antenne und der Mandibel gleichsam einer Ersatzbildung gleichzukommen scheint. Dass nun trotz des Dotterreichthums des Eies, welcher, wie die späteren Stadien ergeben, eine möglichst gleichzeitige Ausbildung der definitiven Organisationsverhältnisse ergiebt, die ersten Bildungsvorgänge der Extremitätenanlagen nicht nur nach einander, sondern in weit höherem Maße in anderer Form, als sie der ausgebildete Zustand vorschreibt, entstehen lässt, legt die Annahme nahe, dass wir es mit dem Dotterreichthum des Leptodora-Eies als mit einer jungen Erwerbung zu thun haben.

Stadium G.

Die Zellvermehrung in allen Theilen der Keimscheibe ist in stetem Fortgange begriffen, und der Embryo ist nunmehr als $^1/_3$ seiner letzten Längsausdehnung um die Eioberfläche herumgewachsen. Die fortgesetzt stattfindenden Zellvermehrungen haben nicht allein eine Größenzunahme herbeigeführt, sondern zugleich das Zellmaterial der einzelnen Theile vermehrt, und es treten dadurch dichtere, den Eindruck von kompakteren Bildungen hervorrufende Anlagen uns entgegen. Immer wieder machen sich im Verlauf der Zelltheilungen die gleichen Formationsgesetze geltend, welche die Kurvenstellung bedingen. Das Wachsthum der Keimscheibe beruht nicht ausschließlich auf Zellwucherung im Bereich der vorgebildeten Anlagen, sondern, indem von außen her noch aus den indifferenten Zellen der Dorsalseite neues Material zu den Wucherungsherden hinzukommt, wird die Größenzunahme der einzelnen Theile noch erhöht. So finden sich um die ursprünglich vorgebildeten Anlagen auf der Eioberfläche in deren näheren Umgebung in kleineren, in deren weiteren Umgebung in größeren Abständen die indifferenten dorsalen Ektoderm-

zellen vor. Sie befinden sich vom Rücken her auf Wanderung zur Keimscheibe, und diese Wanderung setzt sich ununterbrochen fort. Die Zellen der Dorsalseite erscheinen daher namentlich in den mittleren Bezirken des Rückens trotz der stattfindenden Theilungen nicht vermehrt und breiten sich im Gegentheil, um über dem Dotter in Kontakt zu bleiben, immer mehr zu flachen Überzügen aus. Im Wesentlichen liegen hier somit wahrscheinlich dieselben Entwicklungsphänomene vor, wie sie sich in der Entwicklung von Astacus zeigen. Und mit Reichenbach ist wohl anzunehmen, dass diese Wanderungen der indifferenten Dorsalzellen in Zusammenhang mit der Koncentricität, welche sie bei der Wanderung alsbald einnehmen durch Zugkräfte, welche von bestimmten Punkten der Eioberfläche nach außen hin wirken, veranlasst sind.

Nur auf diese Weise wird die gesammte Neugestaltung der Lagebeziehungen der einzelnen Organanlagen der Keimscheibe zu einander, welche schon im vorhergehenden Stadium sich in der Zusammenziehung der beiden Scheitelplatten andeutete, in diesem Stadium aber auch in der Lageveränderung der übrigen Organanlagen schärfer hervortritt, verständlich. Eine Wanderung derselben findet nach der Medianlinie hin statt, und aus doppelten Gründen erscheint daher bei der ersten Betrachtung des Totalbildes Fig. 14 die Keimscheibe im Vergleich zu dem vorhergehenden Bilde in die Länge gezogen. Am stärksten wird von diesem Zuge zunächst die Mandibel betroffen. Während sie im vorhergehenden Stadium hinter der Anlage der ersten Antenne schräg nach außen gerichtet war, hat sie sich jetzt nach der Mitte des Embryos in ihrem Centrum verschoben und bildet mit der Anlage der ersten Antenne eine nach der Mediane geneigte schräge Linie. Der Gastrulamund wird auf diese Weise im Gegensatz zu seiner ursprünglichen Gestalt umgekehrt nach hinten zu verschmälert, und es leiten sich in Folge dessen mit dieser Umlagerung der Mandibel die Verhältnisse ein, die zur definitiven Mundbildung führen. Dieser Wechsel in dem Lagerungsverhältnis der beiden Extremitätenanlagen zu einander zeigt noch deutlicher als die Zusammenschiebung der Organanlagen nach der Mitte der Keimscheibe die Ursprünglichkeit der ersten Lagerungsverhältnisse. Die Wanderung der Mandibel, welche sich also als eine Drehung um die erste Antenne darstellt, ist dann mit einer Wanderung der ersten Antenne selbst verbunden, so dass als Wirkung der stattgehabten Zusammenziehung das Bereich des ursprünglichen Gastrulamundes auch in seinem Vordertheil gegenüber dem Stadium *F* etwas verengt er-

scheint. Im Vergleich zur Wanderung der Mandibel ist die der ersten Antenne jedoch von nur geringer Bedeutung. Der Hauptattraktionspunkt liegt ungefähr in der Mitte des ursprünglichen Gastrulamundes. Die geringste Einwirkung auf ihre Lage erleiden daher die beiden Scheitelplatten. Während sie im vorhergehenden Stadium mit ihren Spitzen noch eine geringe Neigung nach der Medianlinie zeigten, sind sie jetzt (Fig. 14) umgekehrt mit ihrem Basaltheil einander genähert, während ihre äußeren Enden divergiren. Durch diese Neigungsänderung ist den unterhalb derselben zwischen Scheitelplatte und erster Antenne hereindrängenden indifferenten Entodermzellen der Zutritt zur Keimscheibe geöffnet, und der geschaffene Zwischenraum zwischen Scheitelplatte und erster Antenne wird von den indifferenten Ektodermzellen sogleich ausgefüllt (Fig. 14). Im Übrigen weisen die Anlagen der Mandibelbildung und der ersten Antenne keine Größenausdehnung auf, nur ihr Zellmaterial hat sich vermehrt.

Die Wucherung der kleinen Zellen zwischen den großen Zellen der beiden Scheitelplatten ist ebenfalls stark vorgeschritten, in diesem Bezirk der Keimscheibe finden sich äußerst zahlreiche Theilungsfiguren mit auffallend kleinen Zellen. Die großen Zellen werden in Folge dieser Wucherung noch weiter nach vorn gedrängt, als wie im Stadium *F*, und im Totalpräparat macht sich bereits der Beginn einer Überwucherung über die großen Zellen, welche zu ihrem weitaus größtem Theile noch der Eioberfläche angehören, bemerkbar.

Mit der bisher besprochenen Umlagerung der einzelnen Organbildungen macht sich im Stadium *F* im Allgemeinen eine völlige Neugruppirung der einzelnen Extremitätenanlagen zu einander bemerkbar. Es bilden sich die Lagerungsverhältnisse heraus, welche für definitive Gestaltung gültig sind. Aus dem Nebeneinander der beiden Ruderantennenäste und der ersten Antenne und der Mandibel entwickelt sich ein Nacheinander, die erste Antenne zusammen mit der Mandibel beginnt sich zu den Ästen der Ruderantenne zu verschieben, und auch die Äste dieser Antenne selbst drehen sich hierbei gegenseitig mehr und mehr nach außen. Die erste Lagebeziehung der beiden Äste der Ruderantenne war demnach nur eine provisorische, ihre Bedeutung wahrscheinlich ursprünglich eine andere, und in ihrer Entstehungsweise sind die erste Antenne und die Mandibel scheinbar sekundäre Neubildungen.

Im Gastrulamund, wie er sich nach der Neulagerung der Extremitäten darstellt, ist der Zusammenhang des Ektoderms immer

noch ein lockerer, und in seiner Mitte treten am Totalpräparat bisweilen noch entodermale Zellen deutlich hervor. Bessere Auskunft über die Ausdehnung des Entoderms in diesem Bezirk ergeben die Schnitte. Eben so wie die einzelnen Organbildungen am Totalpräparat in Folge ihrer koncentrirten Zellstellung durch ihr intensiveres Roth mehr als im Stadium *F* hervortreten, so markirt sich auch die Thoracoabdominalplatte ausschließlich durch ihren dunkleren Farbenton. Mit diesem Stadium aber theilen bereits zwei abwechselnd auftretende Farbennuancen in den seitlichen Partien die Thorakalplatte in drei Segmente. Längs der Mediane beginnen sich kaum merklich aus dem indifferenten Ektoderm der Thorakalplatte die Neuroblasten allmählich herauszubilden

Im Entoderm haben, wie die Schnittserien ergeben, ebenfalls lebhafte Theilungsvorgänge stattgefunden, so dass sie mit dem Ektoderm des Thorakaltheiles gleichen Schritt halten. Da aber zu den Entodermzellen von außen keine neuen Zellen hinzutreten, wie dies an den Rändern der ektodermalen Thorakalplatte geschieht, so ist nach dem äußeren Eindruck die Zellvermehrung im Entoderm nicht gleich intensiv der im Ektoderm, und die Zwischenräume zwischen den einzelnen Zellen des Ektoderms sind daher auffallend kleiner. Außer dem vorhandenen Längswachsthum der entodermalen Zelllage, welche durch Zellvermehrung innerhalb derselben, wie Theilungsfiguren zeigen, vor sich geht, hat sich das Entoderm gemäß der Neigung, die es bereits im vorhergehenden Stadium *F* zeigte, in der Medianlinie zu einer einschichtigen Lage angeordnet. Da in den Seiten der Entodermscheibe die Zellen mehrschichtig auftreten, und wohl kaum anzunehmen ist, dass die Randpartien der Entodermscheibe größere Wachsthumsintensität entfalten als die mediane Partie, so möchte ich annehmen, dass ein Drängen der Entodermzellen aus der Mediane nach den beiden Seiten der Entodermscheibe die Ursache für die Zellansammlung in der Entodermscheibe zu beiden Seiten der Mediane ist. Es treten somit dieselben Processe in dem entodermalen Zellblatt ein, die bereits SAMASSA bei anderen Cladoceren beschrieben hat. Das Entoderm wölbt sich zu beiden Seiten der einschichtigen Mediane mehrschichtig auf, so dass längs der einschichtigen Medianplatte durch die ganze Thorakalanlage zu beiden Seiten zwei Längswülste hinziehen. Zugleich mit diesen Processen macht sich der Beginn einer Segmentation der Entodermmassen bemerkbar, und zwar kommt sie zunächst in den beiden Längswülsten zum Ausdruck, wodurch im Totalpräparat die Farbennuancirung be-

dingt ist. Die einschichtige mediane Partie des thorakalen Entoderms bleibt von der Segmentation völlig unberührt.

In Fig. 29—34 bilde ich sechs Längsschnitte ab, welche ein und demselben Embryo entnommen sind und den Embryo in ungefähr der gleichen Entwicklungshöhe darstellen als das Flächenbild Fig. 14. Schnitt 29 ist seitwärts von der Scheitelplatte durch das Ei gelegt. Das Ektoderm befindet sich auf der ganzen Eioberfläche noch in dem Einiveau selbst, und nirgends ist eine Spur einer Hervorwölbung, sei es einer der drei am Totalbild bereits deutlich markirten Extremitäten, sei es der drei Segmente der Thorakalregion vorhanden. Links ist bis zur entodermalen Aufbauchung in der Mitte des Schnittes die vordere Hälfte der Keimscheibe getroffen, rechts die Thorakalanlage. Im vorderen Theile finden sich die Ektodermzellen in einander geschoben, theils in demselben, theils in verschiedenem Niveau, während sie kurz davor und in dem ganzen hinteren Theile nur in einer Lage angetroffen werden; wenn auch unbedeutend, so sind diese Zellen auch merklich kleiner als in der zweiten Hälfte der Keimscheibe. Dieser Schnitt hat also im Vordertheil des Embryos einen Wucherungsherd angeschnitten, welcher dem unter der Scheitelplatte zur Ausbreitung gelangten Wucherungsherde der ersten Antenne entspricht. Vor demselben liegt das Ektoderm in ähnlich gedrängter einschichtiger Lage, wie im zweiten Abschnitt der Keimscheibe, und zeigt, dass ein beträchtlicher Theil der indifferenten Dorsalzellen bereits an den Seiten der Scheitelplatten in das Bereich der Keimscheibe hineingezogen ist. Die Schnitte 30 und 31 treffen im Bezirk A_1 nochmals die erste Antenne und liegen ebenfalls gleich dem Schnitt 29 noch seitwärts der großen Zellen der Scheitelplatte. Im Ektoderm dieser Schnitte finden sich gelegentlich Theilungsfiguren, welche auf eine weitere Zellverdichtung schließen lassen. Auch in den beiden letzten Schnitten ist in dem hinteren Theile der Keimscheibe das Ektoderm durchgängig einschichtig. Schon im Schnitt 30 und 31 waren in dem Bezirk A_1 die Zellen gedrängter und kleiner als in dem hinteren Theile des Ektoderms, in dem folgenden Schnitt 32 zeigt sich dann in dem Zelllager des Bezirkes A_1 das Ektoderm wieder einschichtig, während es unmittelbar hinter diesem Bezirk in der Zone *Md* alsdann mehrschichtig auftritt und dann auf einigen weiteren medianwärts geführten Schnitten denselben in einander geschobenen Eindruck hervorruft, wie das Ektoderm des Bezirks A_1 in den Schnitten 29—31. Es ist der Wucherungsherd der Mandibel. Auf den folgenden Schnitten hört diese Wucherung allmählich wieder auf und in den stark der

Mediane genäherten Schnitten, von denen ich in Fig. 33 einen abbilde, werden die Ektodermzellen hinter der im Vordertheil der Keimscheibe getroffenen Scheitelplatte größer und stehen in weiteren Zwischenräumen als in den Schnitten, welche durch die Seitentheile der Keimscheibe geführt sind. Indem in den mehr seitlich gelegenen Schnitten durch die Keimscheibe zuerst die erste Antenne und dann erst der Mitte der Keimscheibe genähert, die Mandibel auftritt, ist auch aus den Schnitten ein Wechsel in den Lagebeziehungen dieser beiden Extremitäten erwiesen, in so fern in den Schnittfiguren des vorhergehenden Stadiums die Lagebeziehung eine umgekehrte war. Eine Einsenkung in der Medianlinie ist nicht vorhanden. Schnitt 32 und 33 zeigt in *S* die großen Zellen der Scheitelplatten. Ein Vergleich dieser Schnitte mit Schnitt 30 und 31 beweist, dass sich zwischen Scheitelplatte und erster Antenne eine Schicht neuer Ektodermzellen aus den seitlichen indifferenten Partien der Eioberfläche eingeschoben hat. Auf Schnitt 33 ist der Wucherungsherd der kleinen, in ihrem ersten Auftreten hinter der Augenanlage befindlichen Zellen in diese selbst weit hineingetreten, und am Schnitt 33 treffen wir zwei der großen Zellen der Scheitelplatte bereits ganz vorn am Rande der Anlage an. Während ferner im vorhergehenden Stadium *F* zwischen den beiden die Innenränder beider Scheitelplatten treffenden Längsschnitten noch eine Reihe von Schnitten dazwischen lag, tritt in diesem Stadium nach dem letzten medianwärts gerichteten Schnitt durch die eine Scheitelplatte gleich auf dem zweiten oder dritten der folgenden Schnitte die zweite Scheitelplatte hervor. Die beiden Scheitelplatten sind also eng an einander gerückt und schicken sich an, mit einander zu verschmelzen.

Nach der Art der vom Flächenbild bereits bekannten und aus den Schnitten deutlich wahrnehmbaren Lageveränderung in den ektodermalen Bildungen dürfte die Ursache dieser Lageverschiebungen in einer Zugwirkung bestehen, welche vom Gastrulamund her unterhalb der Mandibel ungefähr von ihrer Mitte her ausgeht und nach den Seiten und nach vorn hin ihren Einfluss übt. Auch im Entoderm lassen Lageveränderungen zu den Seiten des Gastrulamundes gleiche Vorgänge vermuthen. Ich komme auf dieselben, nachdem ich im vorhergehenden Stadium nachgewiesen habe, dass das Entoderm zu beiden Seiten des Gastrulamundes bereits eine differente Zellgestalt angenommen und sich in einer Zelllage im Gegensatz zu dem Entoderm der Thoracoabdominalanlage ausgebreitet hatte, im Folgenden ausführlicher zu sprechen. Im Schnitt 29 zeigt sich das Entoderm

im Thorakaltheil wie im Vorderabschnitt des Embryos in mehr oder minder einschichtiger Lage. Unmittelbar hinter dem Wucherungsgebiet der ersten Antenne weist es dann eine Lücke auf, welche in dem Präparate, dem diese Schnitte entnommen sind, schon auf dem vorhergehenden und dann noch auf dem folgenden vorhanden ist und erst auf dem dritten, welchen ich in Fig. 30 abbilde, zu schwinden beginnt. Hinter dieser Lücke aber, da, wo im Ektoderm die dichtere Lage der Kerne die Wucherungszone der Mandibel darstellt, finden sich über der einschichtigen Lage des Entoderms (Fig. 29) zwei etwas größere Zellen hinüber gewandert. Auf dem Schnitt 30, da, wo die Lücke im Schwinden begriffen ist, finden wir dann drei weitere dieser Entodermzellen und in Schnitt 31 und 32 hat sich dann ein ganzer Ballen von Entodermzellen unterhalb des Centrums der eigentlichen Mandibelbildung zusammengelagert. Mit Beziehung auf die seitwärts befindliche Lücke im Entoderm ist daher wohl nicht mit Unrecht anzunehmen, dass die den Zellballen zusammensetzenden Entodermzellen von den seitwärts gelegenen Partien des zwischen Ruderantenne und Mandibel gelegenen Entoderms stammen und nach der Mitte und nach hinten gewandert sind. Die in späteren Stadien auf das deutlichste nachweisbare Wanderung dieses Zellballens nach hinten mag als weiterer Beweis dienen, dass auch die Lage, welche diese Zellen im vorliegenden Stadium einnehmen, nicht ihre ursprüngliche, sondern auf Wanderung zurückzuführen ist. Die Lücke im Entoderm vorn und zur Seite dieses Ballens weist auf ihren Ursprung hin. In diesem Ballen markirt sich die erste Absonderung der Genitalzellen. Zunächst sind sie also auf eine Zusammenziehung der zu den Seiten des Gastrulamundes des Stadiums *F* gelegenen bereits differenzirten Entodermzellen zurückzuführen und in Bezug auf ihren ersten Ursprung stammen sie von dem in der Entodermscheibe des Stadiums *B* seitlich gelegenen Entodermzellen, von denen die äußersten Randzellen zu Dotterzellen wurden, während die mehr in der Mitte gelegenen mit den am Hinterrande der Scheibe befindlichen nach hinten unter die spätere Thorakalplatte hinunterwanderten, so dass im Stadium *B* die Genitalzellen in keiner Weise von dem übrigen Entoderm zu sondern waren. Da sie dann ferner bis zum Stadium *F* noch keine Differenzirung erfahren hatten, so gelangt die Genitalanlage bei der Leptodora erst im Verlaufe des Nauplius ähnlichen Entwicklungsstadiums zur ersten Anlage.

Da das Entoderm unter der ersten Antenne, der Mandibel und der zweiten Antenne von der Scheitelplatte an bis zur Thorakalplatte

bis zum vorhergehenden Stadium *F* gleichwerthig erschien, und nichts darauf hinwies, dass gerade in den im vorderen Theile dieses fraglichen Bezirks gelegenen Entodermzellen schon vor ihrer Wanderung eine qualitative Differenz seit längerer Zeit vorhanden war, so ist auch kein innerer Grund für eine Absonderung von Genitalzellen im hintersten Theile dieses Bezirkes selbst, an der Stelle, an welcher das erste Auftreten der Genitalanlage zu verzeichnen ist, wenn nicht entwicklungsgeschichtliche Ursachen derselben hindernd entgegenständen. So meine ich, dass das erste Auftauchen der Genitalzellen in dem vorderen Abschnitt der Mittelregion des Embryos in Verbindung mit dem Wandern derselben nach hinten ein entwicklungsgeschichtliches Moment aus der Entwicklung der Stammreihe darstellt, das zunächst darauf hinweist, dass das ganze Umlagerungsphänomen ein erst in neuerer Zeit auftretender Vorgang ist. Ursprüngliche Verhältnisse würden in der ersten Lage der Genitalzellen zum Ausdruck gebracht. Da in dem ausgebildeten Thiere das Genitalorgan im dritten und vierten Abdominalsegment liegt, und da, wie ich annehmen zu müssen glaube, kein Unterschied zwischen den Zellelementen des Entoderms der Mittelregion des Embryos bis zum Stadium *F* bestand und da ferner keine mechanischen Gründe einwirken, welche das erste Differenziren unmittelbar vor der Thorakalplatte also im hinteren Theile der mittleren Embryonalregion verhindern, so ist das erste Auftreten dieser Genitalzellen zusammen mit ihrer späteren Wanderung der reine Ausdruck eines phylogenetischen Zustandes. Bei jenen Cladoceren aber, bei denen von vorn herein das Genitalorgan im hinteren Theile des Embryos zur Absonderung gelangt, dürfte daher eine Abweichung von dem ursprünglichen Entwicklungsgange zu Tage treten. Daraus aber, dass die Genitalanlage auf Grund ihrer Wanderung kein konstantes Lagerungsverhältnis zu den übrigen Organen im Verlaufe der Stammesentwicklung aufweist, ist möglichenfalls der Umstand herzuleiten, dass bei den verschiedenen Cladocerengruppen der Oviduct am Ovarium eine verschiedene Ansatzstelle aufweist. Indem mit dem Auftreten neuer Segmente am Embryo die Genitalanlage nach hinten wandert, müssten, sobald irgend welche Raumverhältnisse die wandernde noch nicht zum völligen Organ ausgebildete Genitalanlage aus ihrer definitiven, in der Entwicklung ursprünglich vorgesehenen Lage nachträglich noch weiter nach hinten verdrängt, die Oviducte am entgegengesetzten Ende des Ovariums zum Durchbruch gelangen, als dies bei anderen der Fall ist.

Weitere Veränderungen im Entoderm beziehen sich auf die Aus-

dehnung desselben. Gegenüber dem vorhergehenden Stadium *F* lässt sich in erster Reihe in der seitlich vom Gastrulamunde gelegenen Entodermlage, der auch die Genitalzellen entstammen, eine starke Zellvermehrung nachweisen. Dieselbe besteht ununterbrochen fort. Zahlreiche Theilungsfiguren, von denen in Figg. 29, 30 und 31 im Vordertheile der Keimscheibe einige getroffen sind, geben hiervon Zeugnis. Bei dieser Vermehrung hat die Entodermlage nach vorn und nach beiden Seiten an Raumausdehnung gewonnen. Zwar reicht sie auch jetzt nur bis zur Scheitelplatte nach vorn, doch wie aus Figg. 31 und 32 ersichtlich, und wie die Lageveränderung der Scheitelplatten nach der Mediane hin ergiebt, ist eine Längsausdehnung im Vordertheil der Keimscheibe dennoch vorhanden. Die seitliche Ausdehnung der Entodermlage am Rande des ursprünglichen Gastrulamundes, namentlich nach der Mitte der Keimscheibe, wird aus Schnitt 33 und 34 evident. Im vorhergehenden Stadium hatte schon hinter dem noch etwas seitlicher befindlichen Centrum der Augenanlage die einheitliche Lage des Entoderms aufgehört, jetzt, wo die Scheitelplatten in der Mediane zusammengerückt sind, findet sich das Entoderm auf allen Schnitten hinter der Scheitelplatte. Über dieselbe nach vorn geht es aber nicht hinaus. Nach der Mitte der Keimscheibe, im Mittelbereich des ursprünglichen Gastrulamundes, wird es dann seltener. Auf allen Schnitten lässt sich ferner von den Seiten des Embryos aus nach der Mediane hin unter der Ruderantenne, der Mandibel und der ersten Antenne eine einheitliche Verbindung mit dem Entoderm der Thorakalplatte nachweisen. Das Entoderm, welches ursprünglich aus der Entodermscheibe nach den Seiten hin aus einander wich, hat sich also sekundär mit dem nach vorn sich ausbreitenden thorakalen Entoderm zu einem einheitlichen Zellenlager wieder vereinigt (Figg. 31—34). Im Stadium *F* waren, wie die Schnitte 26—28 ergeben, die zu den Seiten des Gastrulamundes gelegenen Entodermzellen von den im Thorakaltheil gelegenen noch durch einen geringen Abstand von einander getrennt. Das erste Auseinanderweichen des Entoderms aus der Entodermscheibe beruht daher auf rein ernährungsphysiologischen Gründen, in so fern es der schnelleren Dotterresorption dient und hiermit in Zusammenhang markirt es phylogenetische Vorgänge. Denn von vorn herein darf die Annahme gerechtfertigt erscheinen, dass gerade in Bezug auf den ursprünglich einheitlichen Zusammenhang der Entodermscheibe eine einheitliche Einsenkung ähnlich dem Einsenkungsprocess der Astacus-Entwicklung ursprünglich bestanden hat, durch stärkere Dotterver-

mehrung aber unmöglich geworden und zu dem Auseinanderweichen geführt hat. Die sekundäre Wiedervereinigung der gesammten Entodermmasse giebt einen neuen Beleg für das Sekundäre des Dottererwerbes. Im Schnitt 29, dem am weitesten seitwärts geführten Schnitt, ist das im Thorakaltheil gelegene Entoderm einschichtig, im Schnitt 30 mehrschichtig und in Schnitt 32 treten die ersten Spuren von Segmentation innerhalb des Entoderms auf. Die abwechselnde Farbennuancirung im Flächenbilde hängt ausschließlich von dieser Segmentation des Entoderms ab. Nach der Mitte hin schwindet dieselbe, und bereits in Fig. 33 macht sich das Bestreben nach Einschichtigkeit bemerkbar. In Schnitt 34 ist dieselbe dann erreicht und auf den folgenden in unmittelbarer Nähe der Medianlinie beibehalten, um auf der anderen Seite wiederum zu den drei Segmenten im Thorakaltheil anzuschwellen. Da nun nach der Medianlinie das im Thorax gelegene Entoderm immer lockerer gelagert ist, und in den mehrschichtigen Seitenpartien keine Theilungsfiguren auftreten, so findet die bereits ausgesprochene Auffassung ihre Bestätigung, dass im Thorakaltheil von der Medianlinie aus das Entoderm nach beiden Seiten aus einander drängt und sich zu beiden Seiten des Embryos zu zwei Längswülsten anordnet.

Was die Segmentation betrifft, so schiebt sich das Entoderm nicht segmentweise von vorn nach hinten vor, indem am Ende des Segmentes der Hauptwucherungsherd für das neue Segment liegt, sondern gleichmäßig finden in der ganzen Entodermlage des Thorakaltheiles Vermehrungsprocesse statt, welche ein gleichmäßiges Wachsthum des Entoderms bedingen, so dass aus dem vorhandenen Entoderm sich sogleich drei Segmente gleichzeitig herausbilden. Ich habe kein Stadium in der Entwicklung gefunden, in welchem nur zwei Segmente im Entoderm zur Sonderung gelangt wären, so dass ich eine gleichzeitige Herausbildung von drei Segmenten annehme. Die folgenden Segmente bilden sich alsdann am Rande des dritten Segmentes. Die Processe der Segmentbildung im Entoderm deuten demnach darauf hin, dass sie im Stadium des Überganges zu einer neuen Art der Segmentbildung sich befinden. Denn während als ursprünglicher Zustand eine successive Anlage der Segmente nach einander gelten muss, giebt der vorliegende Fall ein Stadium, welches in der äußerst schwachen Andeutung der ersten drei Segmente zum Ausdruck bringt, dass die eigentliche Segmentation mit der Zellvermehrung des Entoderms noch weiter in der Entwicklung sich hinausschiebt, um dann bei ausreichendem Entodermmaterial wirklich scharf

innerhalb des ganzen Entodermlagers gleichzeitig eine Segmentation in eine größere Zahl von Segmenten erfolgen zu lassen. Auch in diesem Punkte verräth sich die sekundäre Dottererwerbung.

Stadium H und I.

Die folgende Entwicklungsphase habe ich in zwei Unterstadien gesondert, die ich als Stadium *H* und Stadium *I* bezeichne, von denen ich jedoch nur eine Flächendarstellung in Fig. 15 gebe. Im Stadium *H* ist bereits ein Theil der kleinen Ektodermzellen über den Innenast der beiden Scheitelplatten hinübergetreten. Zwischen den Scheitelplatten selbst deutet eine Zellkoncentration den Beginn der Bildung der Oberlippe an. Da das Attraktionscentrum genau in der Mitte unter beiden Scheitelplatten gelegen ist, so werden die seitlichen Theile unterhalb der Scheitelplatten, über die im vorhergehenden Stadium die Zellen noch gleichmäßig vertheilt waren, immer stärker von Zellen entblößt, was im Totalpräparat durch die mattere Färbung der seitlichen Theile schon bei schwacher Vergrößerung zum Ausdruck kommt. Ihre dichteste Stellung zeigen die Kerne im Attraktionscentrum. Die erste Antenne hat sich in ihrer Größe nicht verändert, die koncentrische Kurvenbildung der Mandibel hat dagegen an Ausdehnung zugenommen. Sie ist in gleicher Weise wie im vorhergehenden Stadium zusammen mit der ersten Antenne schräg gegen die Medianlinie geneigt, vielleicht gemäß der vorhandenen Neigung um ein Weniges der Mediane weiter genähert. Während jedoch im vorhergehenden Stadium *G* die koncentrischen Kurvenlinien der ersten Antenne und der Mandibel sich noch berührten, ist mit diesem Stadium eine Trennung beider Extremitätenanlagen erfolgt. Da die Anlagen nicht kleiner geworden sind, so ist die Trennung auf ein Längswachsthum zwischen den beiden Extremitäten zurückzuführen. Der Nachweis dieses Längswachsthums an dieser Stelle der Eioberfläche ist desshalb von Werth, da es die Schnittserie leichter verständlich macht. Außer diesem aus dem Flächenbilde sich ergebenden Längswachsthum ist die Sonderung der beiden Extremitätenanlagen von einander außerdem mit Zellkoncentrationen im Eiinnern unterhalb der ektodermalen Zellkoncentrationen verbunden, wie dieses die Schnittserien ergeben und im weiteren Verlaufe immer entschiedener zu Tage treten lassen. Am stärksten wachsen die Anlagen der Ruderantennen; die koncentrischen Kreisfiguren des Innenastes weisen in der Kleinheit und der dichten Stellung ihrer Zellkerne auf lebhafte Theilungsvorgänge zurück. Der Außenast hat sich ebenfalls als selbst-

ständige Zellkoncentration von dem Innenast abgehoben, die ganze Anlage liegt jedoch noch vollkommen im Einiveau. Der Raum zwischen Ruderantenne und Scheitelplatte ist stark von Zellen entblößt, nur an den seitlichen Rändern der Scheitelplatten koncentriren sich die Ektodermzellen wieder. Das Ektoderm, welches den von der ersten Antenne und der Mandibel umgebenen Gastrulamund bedeckt, ist in seinem der Thorakalanlage genäherten Theile ein wenig dichter als unmittelbar unter der Oberlippenbildung. Vom Thorakaltheil findet daher in weiterer Folge die Herbeischaffung neuen Zellmaterials zum völligen Schlusse des ursprünglichen Gastrulamundes statt. Im Thorakaltheil heben sich nunmehr die drei Segmente durch ihre intensivere Färbung deutlich ab, die Segmentation erstreckt sich nach wie vor nur auf die seitlichen Theile der Thorakalplatte. Am deutlichsten tritt das erste Segment hervor, die Schnittserie ergiebt, dass die nach innen gerichtete Aufwölbung am ersten Segment am stärksten ist.

Auch auf das Ektoderm übt bereits die Segmentation der inneren Zellmassen ihre erste Wirkung, die Ektodermzellen wandern in den seitlichen Theilen der Thorakalplatte zu den Segmenten hin. Immer handelt es sich um die gleichen Gesetze, welche in der Wanderung die Kurvenstellung hervorrufen. So sondern sich auf dem Thorakaltheile im Ektoderm Segmentalzonen mit dichterer und Intersegmentalzonen mit lockerer Zellstellung. Das dritte Segment scheint nach hinten am weitesten ausgedehnt. Naturgemäß bedingt der Umstand, dass permanent von außen her durch Zellapposition die ganze Keimscheibe und insbesondere die Thorakalplatte vergrößert wird, ein starkes Zurückdrängen der successiven Folge in der Bildung der folgenden Segmente, denn bevor noch das nächste Segment zur eigentlichen markanten Darstellung gelangt, ist das folgende bereits in seiner Bildung begriffen. Dennoch geht aus der dichteren Stellung der Zellen in dem vorderen Theile des dritten Segmentes hervor, dass die Zellbildung eine successiv auf einander folgende ist.

Von den Processen der Segmentbildung unberührt bleibt nur der mediane Theil der Keimscheibe. Hier findet im Ektoderm vom letztbesprochenen Stadium *G* an weder eine Wanderung noch eine Zellvermehrung statt. Irgend welche gesetzmäßige Stellung dieser Zellen lässt sich daher zunächst nicht nachweisen, und scheinen sie vor den mehr seitwärts gelegenen Zellen größer und etwas intensiver roth. Es tritt mit größerer Deutlichkeit als im Stadium *G* erst jetzt die Herausdifferenzirung der Neuroblasten im Thorakaltheil hervor, aus denen dann in späteren Stadien die Neuralrinne sich aufbaut. Nur

im letzten Theile des dritten Segmentes ist unter den Ektodermzellen noch keine Differenz nachzuweisen. Die Verlängerung der späteren Neuralrinne beruht auf Vermehrung der bereits vorhandenen Neuroblasten. Neue Neuroblasten bilden sich aus indifferentem Ektoderm auf der Mediane der folgenden Segmente also nicht mehr.

Die Ovarien markiren sich am Totalpräparat bereits deutlich als zwei kugelförmige Gebilde zu beiden Seiten der Keimscheibe. Ihre Lage beweist, dass sie aus dem Vorderabschnitt des Körpers aus der Region der späteren Maxillen nach hinten in den Thorakaltheil auf Wanderung begriffen sind. Der Wichtigkeit wegen, welche dieser Wanderung beizumessen ist, stelle ich die beiden Unterstadien *H* und *I* in ihrem Thorakaltheil gesondert dar (Fig. 16*a* und Fig. 16*b*). In *H* (Fig. 16*a*) befindet sich die Genitalanlage mit ihrer hinteren Hälfte genau auf dem ersten Segment, in *I* (Fig. 16*b*) ist sie in das Bereich der Intersegmentzone gelangt und deckt nur noch mit ihrer vorderen Hälfte das erste Segment. In der vergrößerten Darstellung der beiden Thorakalanlagen kommt die Wanderung der Ektodermzellen zu den Segmentalzonen und die Herausdifferenzirung der Neuroblasten scharf zum Ausdruck.

Während im Stadium *G* und auch noch im Stadium *H* die ektodermale Zellvermehrung auf der Eioberfläche innerhalb der einzelnen Organe und Körperbildungen im Niveau der ursprünglichen Blastomeren vor sich ging, indem aus den dazwischen liegenden Partien immer neue Zellen zu den Organbildungen hinzutraten, kommt es vom Stadium *H* zu *I* in Folge des Überschusses von Zellen in den Organanlagen bei weiterer Vermehrung derselben zu einer leichten zunächst noch fast verschwindenden Aufwölbung der einzelnen Organe um den Gastrulamund. Die seichten Einfaltungen zwischen den einzelnen Körpertheilen sind stark von Zellen entblößt und erscheinen daher am Totalpräparat nur matt gefärbt. Das Princip, welches sich in dem ganzen Entwicklungsverlaufe vom Abschnitte III und IV geltend macht, ohne Rücksicht auf den vorhandenen Zellbestand, das Zellmaterial nach verschiedenen Punkten der Eioberfläche hinzuziehen, um auf diese Weise die Zellvermehrung an bestimmten Punkten möglichst intensiv zu gestalten und eine schnelle Anlage der Organe zu erzielen, ist bis zum Stadium *I* gewahrt und findet gerade in diesem Stadium seinen markantesten Ausdruck. Mit den verhältnismäßig wenigen Zellen zwischen den einzelnen Körperbildungen machen diese den Eindruck, als wenn sie vereinzelt ohne jeden Zusammenhang entstanden wären. Am deutlichsten heben sich die

Mandibel und die erste Antenne ab, und es beginnt bereits der vordere Theil des Thorax sich aus dem umgebenden Niveau herauszuheben.

Es tritt somit in diesem Stadium des Embryonallebens, trotzdem die Körperwandung des Embryos gegenüber den einzelnen Anlagen im und am Organismus in ihrer Entwicklung nachsteht, das Bedürfnis hervor, trotz des für die Größenverhältnisse noch nicht hinreichenden Zellmaterials körperliche Gestaltung anzunehmen. Dieses frühzeitige Auftreten der ersten körperlichen Bildungen dürfte ebenfalls zu den ursprünglichen Entwicklungserscheinungen, wie sie die Leptodora-Entwicklung schon an mehreren Punkten gezeigt hat, zu rechnen sein. Der Embryo bleibt, wie spätere Stadien zeigen, längere Zeit ungefähr auf dem gleichen Niveau der körperlichen Ausgestaltung stehen; in dem ersten Auftreten der körperlichen Ausbildung wird also der Beginn einer successiven Herausbildung der Körperformen, was vielleicht als Entgegnung gelten könnte, nicht erblickt werden können. Vereinigen wir dann ferner die Thatsache des Fehlens einer genügenden Zellzahl zwischen den Organanlagen zusammen mit dem frühen Auftreten und dem längeren Stillstande in der weiteren Ausbildung der körperlichen Gestalt des Embryos mit der verschiedenen Art der Segmentbildung, sofern die ersten drei Segmente gleichzeitig entstehen, die folgenden successive sich anlegen, und findet die Bildungsweise der Neuralrinne ihre Berücksichtigung, so ist eine weitere Stütze für die Annahme gegeben, dass der Leptodora-Embryo unter anderen Bedingungen in früherer Zeit schon in diesem Stadium eine körperliche Ausbildung besessen hat. Da nun Dotterreichthum und Entwicklungshöhe, in welcher der Embryo das Ei verlässt, in Causalzusammenhang steht, und da in Folge dessen in dotterarmen Eiern der Embryo sich auf Kosten seiner definitiven Ausbildung früher zum selbständigen Organismus ausbildet als in dotterreichen Eiern, so ist das frühe Auftreten von körperlichen Formen mit einem ursprünglich geringeren Dottergehalt des Eies in Zusammenhang zu bringen.

Im Eiinnern sind die Veränderungen nur geringfügiger Natur. Zunächst zeigt ein Vergleich mit der Schnittserie des Stadiums *G* in den Figg. 29—34, dass das Entoderm in den Figg. 35—38 zwar an Zellzahl aber nicht an Ausdehnung wesentlich zugenommen hat. Die Entodermzellen stehen dichter, ihre Kerne sind kleiner, und namentlich auf Schnittfigur 35, welche einen am weitesten seitwärts geführten Längsschnitt durch die Keimscheibe darstellt, zeigen zahl-

reiche Theilungsfiguren im Entoderm, wie dieses sich an seinem Rande im Thorakaltheile nach den Seiten und nach hinten auszudehnen beginnt. Auch in den Längsschnitten Figg. 36 und 37, welche derselben Schnittserie entnommen sind, weisen noch die vereinzelten Theilungsfiguren auf die Vermehrung des Entoderm in seiner Randzone. Die Segmentation, welche eben so wie im Stadium *G* in den Figg. 29—31 auf den ersten Schnitten durch die Seiten des Embryos im Entoderm noch nicht vorhanden ist (Fig. 35), wird in Fig. 36, welche einen Schnitt längs durch die Scheitelplatte, die erste Antenne und die Mandibel darstellt, erst deutlich. In *S* ist die Scheitelplatte mit ihren großen Zellen, in A_1 die erste Antenne, in *Md* die Mandibel getroffen, die drei folgenden Aufwölbungen stellen die drei ersten Segmente dar. Es zeigt sich, dass die Aufwölbungen nicht wesentlich fortgeschritten sind, das dritte Segment hat sich aber mehr in die Länge gestreckt, so wie dieses bereits aus dem Flächenbilde Fig. 15 ersichtlich ist.

Die in Schnittfigur 35 getroffene Genitalanlage, welche über dem einschichtigen nicht segmentirten Entoderm liegt, ist daher seitwärts den Thorakalsegmenten anliegend anzutreffen. Während sie im Stadium *G* in Schnittfigur 32 im Bereich der Mandibelbildung lag, ist sie, wie die Schnitte der Fig. 35 und der Fig. 36 ergeben, nach hinten gewandert. Und zwar zeigt der Vergleich des Schnittes in Fig. 32 des vorhergehenden Stadiums und der Schnitte in Fig. 35 und 36 des vorliegenden Stadiums, dass diese Wanderung nach hinten eine bedeutende ist, und dass sie daher, da der Embryo in dieser Zeit nur geringfügige Entwicklungsprocesse erkennen lässt, mit besonderer Schnelligkeit vor sich geht. Möglicherweise ist die schnelle Wanderung nach hinten in Zusammenhang zu bringen mit dem hohen Alter der Lage des Genitalorgans im hinteren Körpertheil.

Am deutlichsten zeigt Schnitt 36, dass in dem zu den einzelnen Extremitätenanlagen gehörenden Entoderm sich eine Sonderung einleitet, so dass sich das zu einer Anlage gehörige Ento- und Ektoderm von dem angrenzenden Theile durch eine mit einer Aufwölbung verbundene Einschnürung sondert. So tritt schon in Fig. 35 die nach innen gerichtete Aufwölbung der Ruderantenne in A_2 und in Fig. 36 in A_1 die erste Antenne und in *Md* die Mandibel, in Fig. 37 in *Lb* die Oberlippe deutlich abgegrenzt hervor. In dieser Gliederung des Entoderms üben die ursprünglichen Entwicklungsprocesse ihre Wirkung. Würde der Embryo unter gleichen Bedingungen im ganzen Verlaufe der Stammesgeschichte sich entwickelt haben, dann

würde eine gleichzeitige Segmentation aller Wahrscheinlichkeit nach zu erwarten sein.

Die zwischen den einzelnen Anlagen gelegenen Ektodermzellen sind cylindrisch schmal und hoch mit spindelförmigen Kernen und weisen bereits in dieser Gestalt den Charakter auf, den erst in späteren Stadien alle die äußere Körperhaut bildenden Ektodermzellen annehmen. In Schnitt 36 liegen derartige Zellen zwischen Scheitelplatte (*S*) und erster Antenne (A_1), und zwischen erster Antenne und Mandibel (*Md*), in Schnitt 37 und 38 zwischen Mandibel und Oberlippe (*Lb*). Die Dotterzellen, welche noch dieselbe typische Gestalt besitzen, wie in den vorhergehenden Stadien, liegen niemals im Dotter selbst, sondern stets zwischen Dotter und Keimstreif.

Der weitere Verlauf der Entwicklung bis zur ersten körperlichen Larvenform spielt sich mit besonderer Lebhaftigkeit ab, und die nunmehr folgenden Stadien, welche gegen das Ende des vorliegenden Entwicklungsabschnittes fallen, präsentiren sich in stets abweichenden Bildern, so dass genau der gleiche Entwicklungszustand sich kaum in mehreren Eiexemplaren zeigt, dafür aber der kontinuirliche Verlauf der Entwicklung mit größerer Leichtigkeit sich lückenlos zur Darstellung bringen lässt. Dasselbe Princip, welches, basirend auf der Nährfülle des Dotters, die Art des Entwicklungsganges bis zu dem letztbeschriebenen Stadium *I* bedingt, bleibt auch fernerhin maßgebend, und der Embryo bringt in schneller Folge immer neue Anlagen hervor, ohne dass die bereits vorhandenen eine derartige Ausbildung erführen, die man mit Recht als körperliche in Anspruch nehmen könnte. Im weiteren Verlaufe macht der Embryo daher, nachdem bereits schon zehn Segmente zur Anlage gelangt sind, durchaus noch den Eindruck des Schattenhaften, wie es die ersten Darstellungen aus diesem Abschnitt wiederzugeben suchen, nur dass natürlich die Umrisse der einzelnen Theile immer schärfer werden. Erst mit der Loslösung des Kopftheiles von dem Einiveau, welcher der Schwanztheil unmittelbar folgt, so dass der Dottersack als rundliche Aufwölbung nunmehr in der Mitte des Rückens dem Embryo aufsitzt, ist das erste körperliche Embryonalgebilde erreicht. Während der Entwicklung, die der Embryo bis dahin in vier oder fünf Stadien in kürzester Zeit durchläuft, richten sich die Entwicklungsprocesse auf die drei Momente der Ausbildung der bereits vorhandenen vorderen zum Kopftheile gehörigen Anlagen, der Entstehung von Thorakalextremitäten, der Anlage von neuen Segmenten am Embryo.

Es eilt somit, indem diese drei Entwicklungsmomente sich gleichzeitig abspielen, bedingt durch die günstigen Ernährungsverhältnisse, die Anlage neuer Körpersegmente der Ausbildung der bereits vorhandenen Körperanlagen voraus. So kommt es zu einer Verschiebung des Entwicklungsganges, zumal die ersten stammesgeschichtlichen Stadien ganz fehlen, und gleich drei Segmente sich bilden; immerhin findet sich in der zeitlichen Folge aller weiteren Anlagen ein Anklang an die Verhältnisse der Stammesentwicklung. Dieses Nacheinander in der Segmentbildung, wie es auf der einen Seite, wenn auch in beschränkter Weise zum Ausdruck kommt, in Verbindung mit dem ersten gleichzeitigen Auftreten der ersten drei Thorakalsegmente, dann die außergewöhnlich schnelle Folge der Segmentbildung der folgenden Segmente bis zum zehnten Segment, welche bei der unbedeutenden Weiterentwicklung der vorderen bereits angelegten Theile das Schwergewicht der Entwicklungsintensität zum mindesten als gleichmäßig über die ganze Keimscheibe vertheilt erkennen lässt, spiegelt den Kampf, in welchem der Embryo mit seiner Entwicklungsweise sich befindet. Auf der einen Seite lässt sich der Zug somit nachweisen, eine möglichst gleichzeitige Anlage von möglichst vielen Segmenten eintreten zu lassen, auf der anderen Seite aber spricht der Umstand, dass dieser unverkennbar vorhandene Zug in der That nicht erreicht wird, neben den zahlreichen Gründen aus dem ersten Theile der Embryologie für das Sekundäre der Dottererwerbung. Von einem ursprünglichen Besitz würde eine gleichzeitige Ausbildung der einzelnen Körpertheile die Folge sein.

Für die Mechanik dieser Entwicklung zeigt sich, wie eine sekundäre Dottererwerbung nicht ohne Weiteres den ursprünglichen Entwicklungsgang völlig umzustoßen im Stande ist; für die Phylogenie ergiebt sich aus dieser Art der Segmententwicklung mit dem sie begründenden Momente, dass der Ursprung der Cladocerengruppe in einem dotterarmen Ei zu suchen ist. Leptodora würde alsdann auch von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet eine durchaus sekundär modificirte und desshalb vom Cladocerentypus aberrant entwickelte Form darstellen, wie dies bereits auf morphologischem Wege von Claus gegen Weismann behauptet worden ist. Die Entwicklung innerhalb der vorliegenden Periode ergiebt dann im Speciellen den vollgültigen Beweis, so weit er sich in erster Hinsicht auf die erste Gestalt der Thorakalextremitäten bezieht, von denen Weismann annimmt, dass sie als einästiger Greiffuß im ausgebildeten Zustande von vorn herein der Urform des Cladocerenfußes entspräche. Wie

die Entwicklung am Ende dieses Abschnittes aber zeigt, legt sich die Leptodora-Extremität zweiästig an, rekapitulirt also die typische Cladoceren-Extremität, und weist auf diese in Folge dessen als auf ihren Ursprung hin. Ohne an dieser Stelle auf die weiteren Beziehungen, welche sich in diesem Theile der Entwicklung zu den übrigen Cladoceren ergeben, näher einzugehen, kommt die Darstellung von dem letztbeschriebenen Stadium *I* Fig. 15, mit dessen drei Thorakalsegmenten zu dem in Fig. 17 in Totalansicht in abgerolltem, ausgebreitetem Zustande dargestellten Stadium *K*.

Stadium K.

Zwar liegt zwischen diesem und dem letztbeschriebenen Stadium *I* ein Stadium K_1 dazwischen, von diesem aber gebe ich in Anbetracht der Geringfügigkeit der sich bemerkbar machenden Veränderungen aus Raumrücksichten keine Totaldarstellung. Dieses Stadium K_1, sowie das zur Abbildung gelangende Stadium *K*, als auch noch in verstärktem Maße die weiteren zwei folgenden Stadien repräsentiren einen Cyklus von vier Entwicklungsbildern, welche bei der ersten Betrachtung hauptsächlich durch Änderungen am Kopftheil, und zwar besonders der Partie des ursprünglichen Gastrulamundes, also des Stückes der Oberfläche auffallen, die zwischen Oberlippe, Mandibel und erstem Thorakalsegment gelegen ist. Diese Partie bietet für die erste Betrachtung ein besonders günstiges Merkzeichen für die Altersunterscheidung des Embryos, weil die Hauptänderungen, die er an der Segmentzahl erfährt, in Folge der starken Umwachsung der Eioberfläche erst durch Abrollung, welche in diesem Stadium bereits eine bedeutende ist, eruirt werden kann. Während im letztbeschriebenen Stadium *I* der Theil zwischen Oberlippe, erster Antenne und Mandibel sich noch als eine gleichmäßig helle Partie mit einem dünnen Zellüberzuge von den sie umgebenden dunkleren Zellkoncentrationen der Oberlippe, der ersten Antenne und der Mandibel in Gestalt eines Römers (Fig. 15) abhob, macht sich im Stadium K_1 in dem Fußtheile dieses Römers zwischen den beiden Mandibelanlagen eine stärkere Zellvermehrung bemerkbar, welche im Stadium *K* bereits so weit angewachsen ist, dass der untere Theil von einem dichten ektodermalen Zellblatt zwischen den Mandibelanlagen bedeckt ist und dem ursprünglich römerförmigen Gastrulamunde nunmehr sichelförmige Gestalt giebt. Im Stadium *K* ist diese Sichel noch ziemlich breit und an beiden Seiten stumpf endigend.

Eben so wie in diesem Theile des Embryos, in welchem sich

nunmehr der vollständige Verschluss des Gastrulamundes, und damit gleichzeitig die Bildung der definitiven Mundöffnung einleitet, lassen sich dann im Allgemeinen die Processe, welche sich zwischen dem Stadium *I* und dem Stadium *K* abspielen, auf stärkere Zellvermehrungen zurückführen, welche nunmehr ihrerseits, während aus den Zellvermehrungen bis zum Stadium *I* nur die ersten Anlagen der einzelnen Organe herbeigeführt wurden, die Bildung der festeren ektodermalen Körperwand einzuleiten beginnen. Es wird auf diese Weise das scharf präcisirte Bild des Stadiums *I* mit den sich scharf markirenden Organanlagen von dem Zwischenstadium K_1 an immer stärker beeinträchtigt und verwischt. Die Zellvermehrung in den Scheitelplatten des Embryos führt zur vollständigen Überwachsung des Innenschenkels der großen Neuroblasten beider Kopflappen. Dieses, sowie der beginnende Verschluss des Gastrulamundes und eine deutliche Zellkoncentration des Entoderms der Oberlippe, welche sich in dieser Zeit dadurch an der Oberlippe bemerkbar macht, dass am Totalpräparat ein helleres etwa dreieckiges Feld, gleichsam eine Lücke, mitten zwischen der Basis der nahe an einander gewachsenen Kopflappen und der ektodermalen Koncentration der Oberlippe entsteht, sind die wesentlichen Processe, welche seit der letzten Phase der Entwicklung im vorderen Theile der Keimscheibe eine Änderung bedingt haben. Im Gegensatz hierzu ist am Ende der Keimscheibe ein neues Segment zur Bildung gelangt, so dass vier Segmentzonen und eine in Bildung begriffene Zellkoncentration hinter der letzten Zone sich herausgebildet haben. Da nicht anzunehmen ist, dass die Entwicklung in größeren Zeitintervallen vom Stadium *I* über K_1 zum Stadium *K* schreitet, ein direkter Gegenbeweis ist die geringe Zahl der gerade in diesen Stadien sich befindenden Embryonen, so steht die Wachsthumsintensität im hinteren Theile auf einer höheren Stufe, als im Vordertheile, die vorderen Theile werden vom Stadium *I* an die ganze weitere Reihe hindurch bis zur ersten körperlichen Ausgestaltung des Embryos gleichsam überholt, und es bestätigt sich der Schluss, dass eine Neigung vorhanden ist, möglichst gleichzeitig eine möglichst hohe Zahl von Segmenten zur Anlage zu bringen. Auch in dem folgenden Stadium, in K_2, sind die vorderen bereits seit dem Stadium *I* vorhandenen Partien wenig weiter entwickelt, während am Ende der Keimscheibe bereits fünf Segmente vorhanden sind und das sechste der Vollendung entgegengeht. Demnach hat die Annahme Berechtigung, dass die im Stadium *I* zunächst angelegte, dann aber suspendirte und fast unterdrücke körperliche Aus-

bildung auf einen Metanauplius von drei Thorakalsegmenten gerichtet war, dass aber durch neue Ernährungszustände die Bildung neuer Segmente gleichzeitig mit der Weiterbildung der bis zum Stadium *I* angelegten Theile ermöglicht war.

Die weiteren Veränderungen beziehen sich auf die Segmentbildung selbst. Während die Segmente im Stadium *I* noch von einander durch weite Spalträume getrennt waren, haben sich diese Spalträume zunächst dadurch, dass das Entoderm der einzelnen Segmente gleichmäßig an Ausdehnung zugenommen hat, stark verschmälert, so dass an den Oberflächenbildern die helleren Zonen zwischen den Segmenten beträchtlich schmäler geworden sind.

Die Segmente markiren sich im Ektoderm durch die scharf hervortretende Centrenstellung dieser Zellen. In dem Zwischenstadium K_1 macht sich alsdann auch bereits im Bereich der großen Neuroblasten, welche von vorn nach hinten bis zum vierten Segment die Mediane einnehmen, eine Segmentation, die im Stadium *I* noch fehlte, bemerkbar, dadurch, dass sich zwischen den Segmenten die Neuroblasten in zwei parallele Zellschnüre anordnen.

In dem Stadium *K* kommen all diese in dem Übergangsstadium K_1 nur erst angedeuteten Veränderungen stärker zum Ausdruck. Die Kopflappen sind in diesem Stadium in der Mitte nahezu verwachsen, vorn und zu den Seiten sind sie von mehreren Reihen in Kurvenstellung befindlicher kleiner Zellen umlagert. Die Außenschenkel der in Hufeisenform gestellten großen Neuroblasten in den Kopflappen bleibt mit ungefähr zwölf bis vierzehn Zellen auf der Eioberfläche im Zusammenhang erhalten, während der Innenschenkel, welcher schon in dem Übergangsstadium von den zwischen den beiden Kopflappen sich stark ausbreitenden kleinen Ektodermzellen überwachsen war, unter dem Ektodermüberzuge sich aufzulösen beginnt und seine Wanderung nach hinten antritt. Der Rest der Kopflappen selbst liegt eben so wie die an ihrem Endtheile in Kurvenstellung befindliche Oberlippe noch durchaus im Einiveau selbst. Während die Kopflappen durch die Mehrschichtigkeit ihres Zellmaterials im Totalpräparat intensiv gefärbt erscheinen, und auch die Oberlippe aus dem gleichen Umstande sich dunkel auf der Keimscheibe abhebt, markirt sich zwischen Kopflappen und Oberlippe das dreieckige Feld in seiner Einschichtigkeit immer schärfer. Die Oberlippe, welche eine besonders dichte Zellstellung aufweist, hat bereits die Form erlangt, welche sie in der ersten körperlich ausgebildeten Larvenform besitzt. Nach hinten verschmälert sie sich in einem stumpfen Kreisbogen,

während sie an der Basis der Kopflappen erweitert ist. Eine Centrenstellung ist nur noch in ihrer Mitte nachzuweisen, dafür umgrenzen die Ektodermzellen in der angegebenen Weise die äußeren Umrisse der Oberlippe, die Gestalt derselben auf diese Weise spiegelnd, ohne dass es hierbei jedoch zu einer Erhebung der Oberlippe aus dem Einiveau käme. Der noch sichelförmige Gastrulamund ist noch von Zellen bedeckt, die jedoch nur äußerst spärlich gesäet sind und durch die längliche Gestalt ihrer Kerne auffallen. Von den um den Gastrulamund gelegenen Extremitätenanlagen neigt zunächst die erste Antenne dazu, eine nach hinten etwas zugespitzte Gestalt anzunehmen, ohne sich merklich aus dem Einiveau zu erheben. Nur bei der zweiten Antenne ist diese Hebung bereits deutlich zum Ausdruck gebracht. Während im Übergangsstadium K_1 nur zwei große besonders dichte Zellkoncentrationen, die unter einander lagen, und eine kleinere erst in Bildung begriffene Zellkoncentration, die zwischen Kopflappen und den ersterwähnten beiden Koncentrationen lag, die Bildung der zweiästigen Ruderantenne einleiteten, haben sich nunmehr die beiden am längsten vorgebildeten großen Zellkoncentrationen als die beiden Äste der Ruderantenne an ihren seitwärts gerichteten Rändern aus dem Einiveau erhoben, während sie nach der Mitte zu in die dritte bereits vergrößerte Zellkoncentration des späteren Schaftes der Ruderantenne, welcher noch ganz im Niveau des Eies liegt, übergehen. Aus der Lagebeziehung der Mandibel zum ersten Thorakalsegment lässt sich erkennen, dass die drei Extremitätenanlagen nach vorn sich zu verschieben beginnen, um der Bildung der Maxillarsegmente Platz zu machen. In die beiden Zellkoncentrationen der ersten Bildungen für die Ruderantenne waren also ursprünglich die beiden Maxillensegmente aufgegangen, um so mehr als die untere Zellkoncentration des Innenastes der Ruderantenne unmittelbar an das erste Thorakalsegment anschloss. In der ersten Anlage der Segmentbildung im Cephalothorax fehlt ursprünglich jede Andeutung der beiden Maxillarsegmente, erst sekundär schieben sich dieselben zwischen Kopf und Thorax ein. Die Entwicklungsmechanik der Leptodora-Entwicklung ist Ursache hierfür. Die zu besonderer Bedeutung gelangte Ruderantenne nimmt für ihren Aufbau zunächst das gesammte, zu beiden Seiten des Gastrulamundes gelegene Zellmaterial in Anspruch. In der Umgebung der ersten Anlage der beiden Maxillensegmente und der sekundären Einschiebung derselben liegt der schärfste Ausdruck für das Modificirte des ganzen Entwicklungsganges. Die dem gesammten Cladocerenstamme tief ein-

geprägte Tendenz, der Ruderantenne an Größe und Schnelligkeit der Anlage die erste Stelle unter allen Extremitäten einzuräumen und die ursprünglich gleichwerthigen Segmente der Maxillenpaare verkümmern zu lassen, wird in der Entwicklung einer erst in jüngerer Zeit aus dem ursprünglichen Cladocerenkörper abzweigenden Form noch schärfer als bei diesem selbst zur Geltung kommen, um so mehr, wenn dieselbe auf Grund einer besonders günstigen Ernährung zu den definitiven Verhältnissen sich schnell herausbilden kann. Von diesem Gesichtspunkte aus darf wohl die Deutung der vorliegenden Frage unternommen werden. Es wird sich verstehen lassen, dass unter dem Einfluss der Fülle des Nährdotters die schon in der Ahnenreihe prävalirende Bedeutung der Ruderantenne in der Entwicklung durchbrechen muss, und dass bei der bereits in der Ahnenreihe deutlich sichtbare Neigung einer Verkümmerung der Maxillarsegmente diese in der abgeleiteten Form noch stärker vorhanden sein wird und wahrscheinlich nur in Folge des Dotterreichthums nicht so weit geht, dass es zu einem völligen Schwinden dieser Segmente kommt. Berücksichtigt man die Art, wie die einzelnen Organanlagen sich in einer Zellkoncentration in der Eioberfläche nur erst andeuten, wie dann zugleich die ersten Entwicklungsstadien schon zu der Bildung möglichst aller der Verhältnisse drängen, die das ausgebildete Thier besitzt, so wird es noch deutlicher, wie die von der Ahnenreihe überkommene Neigung sich bei dieser Art der Entwicklungsprincipien stärker äußern muss. Unter dieser Argumentation repräsentirt sich Leptodora auch hinsichtlich dieses Punktes in dem Entwicklungsgange als ein von dem Hauptstamme der Cladoceren abgehender Seitenzweig. Die Veränderungen in der Mandibelbildung sind dahin zu resumiren, dass in der bis zu diesem Stadium als einheitlich zu fassenden Zellkoncentration sich eine Sonderung in drei getrennte Kurvencentren geltend zu machen scheint. Ob durch dieselbe sich eine Dreitheilung der Extremität aussprechen soll, so dass die dichtere untere Zellkoncentration das Basalglied, die beiden anderen die beiden Äste markiren, vermag ich an dem mir für dieses Stadium zu Gebote stehenden Material nicht mit Sicherheit zu entscheiden. So viel aber steht fest, dass in dem kurz folgenden Stadium der Basaltheil der bereits körperliche Form gewinnenden Extremität eine geringe nach innen gerichtete Erweiterung besitzt, welche ihrer Entstehung nach auf die Dreitheilung in der Centrenbildung zurückzuführen ist. Ob sich hieraus aber eine ursprüngliche Zweiästigkeit der Mandibel herleiten lässt, ist erst dann in Frage zu stellen, wenn aus späteren

Stadien sich ergeben sollte, dass diese Erweiterung wirklich zu einer deutlichen Ausbuchtung führt. Ohne dieses möchte ich in Anbetracht der Unsicherheit des ersten Fundes diese Frage nicht entscheiden.

Während der vordere und hintere Theil der Keimscheibe zwischen Mandibel und erstem Thorakalsegment im vorhergehenden Stadium nur durch einen schmalen Streifen getrennt war, bilden sich nunmehr im Stadium *K* zwischen Mandibel und erstem Thorakalsegment in den Seitentheilen Zellbrücken als erste Anzeichen der bald auftretenden Maxillensegmente.

Die Fortschritte in der Thorakalregion selbst sind bedeutendere als in dem vorderen Theile der Keimscheibe. Zunächst ist, wie bereits angeführt wurde, das fünfte Thorakalsegment entstanden und das sechste in Bildung begriffen. Die Art der Segmentbildung selbst zeigt sich in den verschiedenen Entwicklungsstufen, welche die auf einander folgenden Segmente in diesem Stadium einnehmen. Während im vorhergehenden die vorhandenen vier Thorakalsegmente im Ektoderm sich dadurch deutlich machten, dass auf den Segmenten die Zellen eine dichtere Kurvenstellung annahmen, und die Intersegmente immer stärker von Zellen entblößt wurden, haben sich in dem ersten, zweiten und dritten Segment die in Kurvenstellung befindlichen Zellen immer dichter zusammengeschlossen, durch weitere Zellvermehrung größere Ausdehnung erlangt, und die urprünglich in Kreisform angelegte Kurve hat in ihnen schon stark elliptische Form erlangt, um so die erste Anlage der Thorakalextremität zu verkörpern. Die Segmente bieten in diesem Stadium daher im Totalpräparat nur erst schattenhafte Zeichnungen, die nach dem dritten Segment immer undeutlicher werden. Doch scheint jetzt die Zellwucherung im Einiveau in den ersten Segmenten ihren Höhepunkt erreicht zu haben, denn die ersten Anzeichen sind vorhanden, dass es mit einem der nächstfolgenden Stadien zu einer Hebung dieser Segmente aus dem Einiveau kommen dürfte. Das erste Segment lässt bereits in dem Fortsatz, den es zwischen beide Mandibelanlagen vorschiebt, die Spuren der Aufwölbung erkennen. Bei sehr genauer Betrachtung ergiebt sich, dass die Randzellen dieser Spitze, die sich ungefähr auf zwölf beziffern, um ein Geringes aus dem Einiveau gehoben sind, so dass die zwischen beiden Rändern befindliche Partie des ersten Segmentes sich als eine äußerst seichte Rinne darstellt, und der Theil zwischen erstem Segment und Mandibelanlage ebenfalls um ein Geringes eingesenkt erscheint. Zur Seite nach außen hin verliert sich diese Aufwölbung vollständig. Dieselbe Beobachtung lässt sich am Hinterrande des ersten Segmentes

machen. Auch hier ist in den Seitentheilen der Keimscheibe ein ununterbrochener Übergang von den in Kurvenstellung befindlichen Zellen des ersten Segmentes über das Intersegment zum zweiten Segment vorhanden, ohne dass es zu einer Einfaltung zwischen den Segmenten käme, nach den mittleren Theilen der Keimscheibe aber, der Mediane genähert, sinkt die hellere Intersegmentzone zwischen dem ersten und zweiten Segment um ein nur geringes Maß in ein tieferes Niveau, so dass auch der Hinterrand des ersten Segmentes sich zu heben beginnt. Es erfolgt hieraus die Thatsache, dass die Loslösung vom Einiveau successive und zwar von innen nach außen erfolgt. Auffällig ist diese Erscheinung, in so fern als bei der Bildung der Ruderantenne das Verhältnis ein umgekehrtes ist. Der Beginn dieser Aufwölbung von der Mediane aus dokumentirt sich ferner besonders scharf in der Zellstellung um die Einsenkungsfalte, welche die Segmentränder markirt. Indem auch die mehr medianwärts gelegenen Zellen demselben Zuge folgen, kommt es zu einer Kurvenstellung um die Einsenkungsfalte, welche in ihrem Verlauf dem Innenrande der Falte entspricht. Nur zwischen dem ersten und zweiten Segmente kann in diesem Stadium von dem Beginn einer Einsenkung die Rede sein, alle folgenden Segmentbildungen liegen im gleichen Einiveau. Beachtenswerth ist die Art der Loslösung der Extremitäten von der Keimscheibe, in so fern dieselben in Wachsthumsvorgängen, die sich von der Mediane successive nach außen hin abspielen, begründet ist. Möglicherweise ist diese Art der Anlage, weil sie nicht aus einem gegebenen Bedürfnis entspringt, ein Hinweis darauf, dass die erste Extremitätenbildung der ganzen Stammgruppe in einem in der Mediane entspringenden Stummelfuß zu suchen ist.

Fast die ganze Breite zwischen den beiden Genitalanlagen einnehmend finden sich die großen Neuroblasten, welche im Stadium *I* sich aus dem gleichwerthigen Ektoderm herausdifferenzirt hatten. Da die Genitalanlagen sich der Mediane nicht genähert haben, ist ein Breitenwachsthum in den mittleren Theilen der Keimscheibe bereits eingetreten. Die Ganglienkette beginnt sich auf der Bauchseite auf diese Weise zu bilden. In der Mediane selbst beginnt unter den Neuroblasten sich eine Parallelstellung von vier Parallelen herauszubilden, die mit einer zunächst in nur geringem Maße sich geltend machenden Einsenkung der beiden mittleren Parallelreihen verbunden ist. Diese sich bildende Neuralrinne, deren Ränder von den etwas größer scheinenden Zellen der äußeren Parallelen gebildet werden,

reicht nach vorn bis zwischen beide Mandibeln und bildet hier den bereits erwähnten Fortsatz des ersten Thorakalsegmentes, nach hinten aber endet sie blind vor dem in Bildung befindlichen After. Um das blinde Ende der Neuralrinne stehen in weit nach vorn geöffnetem Bogen fünf Reihen von großen Neuroblasten.

Die Afteröffnung ist durch einen Zellring bereits vorgebildet, doch in diesem Stadium noch geschlossen, sie liegt ventralwärts, jedoch nicht unmittelbar am Ende der Keimscheibe und dichtgedrängte Zellkurven verlaufen in weitem Bogen um den Afterring nach hinten. Die Ventralseite abschließend, finden sich der Kurvenstellung der um den Afterring dicht zusammengedrängten Zellen folgend einige Reihen auffallend langgestreckter Zellen mit langgezogenen, spindelförmigen Kernen, von denen sich im vorliegenden Präparat ein Theil in Theilung befindet.

Zu beiden Seiten der Afterbildung liegen etwas weiter nach vorn zwei weniger dichte Koncentrationen, welche die ektodermalen Bildungen des sechsten Segmentes darstellen. Indem sich also zunächst eine große aber lockere Zellkoncentration bildet, in der fortgesetzte Zelltheilungen stattfinden, entsteht die erste Anlage eines neuen Segmentes, in welches, wie die Kreisbogen der Neuroblasten am Ende der Neuralrinne beweisen, diese successive hineinwächst. Mit der stärkeren Vermehrung in den Zellen der Kurvenbildung sondern sich alsdann zwei getrennte hinter einander liegende Kurvencentren, so dass für die erste Anlage eines neuen Segmentes gleich zwei neue Segmente entstehen. Indem dann während der erörterten Vorgänge analwärts eine neue noch lockere Koncentration sich bildet, werden in kürzestem Intervall drei Segmente zur Anlage gebracht und bei weniger zahlreichem Material entsteht die Vorstellung einer gleichzeitigen Entstehung mehrerer Segmente.

Nachdem die Genitalanlage in die Thorakalregion gelangt ist, was im Verlauf der Stadien *H* und *I* geschah, geht die Wanderung nach hinten nicht in demselben Schnelligkeitsverhältnis vor sich. Es rückt die Genitalanlage mit der Bildung eines neuen Segmentes nicht um ein Segment weiter, sondern ist, nachdem bereits das fünfte Segment in Bildung begriffen ist, und schon die ersten Zellkoncentrationen für das sechste Segment sich am Flächenbilde nachweisen lassen, auf der Grenze zwischen dem ersten und zweiten Segment, vereinzelt auf dem zweiten Segment selbst anzutreffen, und zwar liegt sie stets an der äußeren Grenze des Segmentes selbst in einer Linie mit dem in Bildung begriffenen Basaltheil der Ruderantenne.

Die Längsschnitte durch das Stadium K_1, welche in Figg. 39 bis 42 dargestellt sind, stammen aus ein und derselben Hälfte der Keimscheibe und zeigen, dass das Entoderm seit dem letztbeschriebenen Stadium *I* mit dem ektodermalen Zellwachsthum sowohl in lateraler wie longitudinaler Ausdehnung gleichen Schritt hält. Es nimmt von den Kopflappen bis zum letzten Segment die ganze Ventralseite ein und umfasst die ganze Keimscheibe von der einen bis zur anderen Genitalanlage. Und zwar ist nach Schnitt 39 und 40 zu den Seiten des künftigen Mundes ein ununterbrochener Zusammenhang zwischen dem Cephalothorax und dem Thorakaltheil vorhanden, wie sich dieser bereits in dem vorher beschriebenen Stadium *I* konstatiren ließ. Auch über den letzten Rest des ursprünglichen Gastrulamundes beginnt sich das Entoderm hinüberzuziehen. Die geringe Aufwölbung in den seitlichen Theilen des Entoderms ist nicht vorgeschritten, die einzelnen Segmente haben sich vielmehr in Folge der Vermehrung ihres Zellmaterials in die Länge gestreckt, so dass zwischen ihnen kleinere Zwischenräume zu Stande kommen. Eine Andeutung, dass in der Mediane sich das Entoderm zur Bildung des Mitteldarmrohres absondert, ist in diesem Stadium, wie der gleichmäßige Verlauf des Entoderms durch die Schnittserie der Figuren 39—42 zeigt, noch nicht vorhanden.

Eben so wie im letztbeschriebenen Stadium in der Fig. 36, so schließt sich auch noch im vorliegenden Stadium in Fig. 40 das erste Thorakalsegment unmittelbar an das Segment der Mandibel an. Der Schnitt Fig. 42 macht es zur Gewissheit, dass der mit *Ths1* bezeichnete Theil der Thorakalpartie in der That das erste Thorakalsegment darstellt. Demnach hat das Stadium K_1 bereits fünf Thorakalsegmente, das fünfte in seinem ersten Entstehen und Fig. 39 ergiebt alsdann, dass die Genitalanlage zwischen dem ersten und zweiten Segment zu liegen kommt.

Die gleiche Lagebeziehung tritt in der Schnittserie eines älteren Stadiums K_2 zu Tage, welches in den Längsschnitten Figg. 43—49 wiedergegeben ist. Auch in diesem Stadium lässt sich, wie Fig. 46 zeigt, die erste entodermale Aufwölbung im Thorakaltheil unmittelbar hinter der noch vorhandenen Spaltöffnung im Entoderm, welche den restirenden Gastrulamund noch erkennen lässt, als das erste Thorakalsegment in Anspruch nehmen. Demnach liegt auch noch in diesem Stadium, welches alsdann nach Figg. 47 und 48 sechs Segmente aufweist, die Genitalanlage, wie sich aus Figg. 43 und 44 ergiebt, zwischen dem ersten und zweiten Thorakalsegment.

Verfolgen wir ferner von Schnitt 46 die Schnittserie nach außen, so erscheint das erste Thorakalsegment nach vorn hin stark verlängert, wie dieses aus den Figg. 44 und 45 ersichtlich ist. Auf diese Weise hebt sich die Anlage der Mandibel auf den Schnitten durch dieses Stadium weniger ab, als in den vorhergehenden Stadien. Somit ergiebt auch die Schnittserie, dass sich zwischen das erste Thorakalsegment und das Mandibelsegment das Segment der Maxille eingeschoben hat. Fig. 50, ein Längsschnitt durch ein noch älteres Stadium, zeigt die Genitalanlage zwischen dem ersten und zweiten Thorakalsegment, Fig. 51, welche einen durch die Oberlippe *Lb* und die Mandibel *Md* gelegten Schnitt darstellt, zeigt in *Mxs* ein neues Segment zwischen Mandibel und erstem Thorakalsegment eingeschoben. Die folgenden Stadien ergeben also, dass dasjenige Segment, auf welchem, oder vor welchem die Genitalanlage in der Fig. 43 und 44 liegt, das zweite ist und nicht das dritte. Das neue Segment hinter der Mandibel ist daher nicht mit dem ersten Thorakalsegment des Stadiums K_1 in Fig. 40 zu identificiren, sondern als das vom Stadium K sich herausbildende neue Maxillarsegment in Anspruch zu nehmen.

Die Neuroblasten des Innenschenkels beider Scheitelplatten, welche nach dem Totalbilde der Fig. 15 bereits von kleinen Ektodermzellen überwachsen waren, haben sich im Embryo mit sechs Thorakalsegmenten (Fig. 49) in die Oberlippenbildung *Lb* hineingezogen, in welcher sie die Geschmackszellen liefern. Im folgenden Stadium *L*, in Fig. 50, zeigt der Außenschenkel noch eine größere Zahl der Neuroblasten auf der Eioberfläche, während der Innenschenkel bereits in verstärktem Maße in die Oberlippenanlage eingedrungen ist. Die Zahl der Neuroblasten selbst ist vermehrt und vereinzelte Theilungsfiguren im Verlaufe der Schnittserie weisen auf die Vermehrungsprocesse hin. Das übrige Ektoderm nimmt in den Anlagen der Kopfextremitäten und der Thorakalsegmente immer entschiedener den Charakter von hohen Epithelzellen mit spindelförmigen Kernen an, während die Ganglienzellen der Neuralrinne ihren differenten Charakter mit ihren großen rundlichen Kurven bewahren (Figg. 46—49).

Während im Stadium K_1 in dem Embryo mit fünf Thorakalsegmenten der ursprüngliche Gastrulamund *Gstrm* (Figg. 41—42) noch gleichmäßig vom Ektoderm bedeckt war, macht sich im Stadium K_2 mit sechs Segmenten in den Figg. 46—49 theilweise bereits eine etwas lichtere Stellung der Ektodermzellen auf dem Gastrulamunde be-

merkbar. Mit dem folgenden Stadium *L*, dem Embryo mit sieben Thoracoabdominalsegmenten, wird diese erste Erscheinung in der Bildung der Mundöffnung deutlicher. Fig. 52 zeigt in *M* die Stelle, an welcher derselbe zum Durchbruch gelangt. Wie aus dieser Abbildung ersichtlich ist, schreitet die Bildung des Proctodaeums der Einstülpung des Ösophagus voraus. In Bezug auf die Lagerung des Ektoderms in den Thorakalsegmenten ist in den Stadien *K* und K_1 keine Änderung nachweisbar, eine gleichmäßig durchgehende Aufwölbung innerhalb der Segmente ist noch nicht vorhanden, die Ektodermzellen liegen annähernd in gleichem Niveau.

Im Verlauf der Stadien K_1 und K_2 hat sich das Entoderm durch den Thorakaltheil zu einer gleichmäßig einschichtigen Lage ausgebreitet. Die Entodermzellen, welche in den Stadien *H* und *I* in den Seitentheilen in den drei Segmenten noch in weiteren Zwischenräumen unregelmäßig über einander lagen, haben sich lebhaft vermehrt, was sich durch Theilungsfiguren innerhalb der bereits vorhandenen entodermalen Segmentaufwölbungen belegen lässt, und perlschnurartig auf dem äußeren Ektoderm dicht aufgelagert. In der Randzone zu den beiden Seiten und am aboralen Rande der Keimscheibe spielen sich die Theilungsprocesse im Entoderm am intensivsten ab.

Stadium L.

Mit den folgenden Entwicklungsvorgängen, aus deren Reihe ich das Stadium *L* in Fig. 18 in Totalansicht gebe, ist der erste Theil der gesammten Embryonalentwicklung zum Abschluss gelangt. Während der Embryo bis zu diesem Stadium seiner Ausbildung die Entwicklung in der ursprünglichen Eihaut durchläuft, und in seinen Hauptheilen noch keine eigentliche körperliche Ausbildung besitzt, sprengt er in der Folge die Eihaut und tritt uns alsdann zum ersten Male als ein körperliches Gebilde mit körperlicher Ausbildung der einzelnen Theile entgegen. Ich trenne desshalb diese Stadien von den vorangehenden und beschließe den ersten Haupttheil der Entwicklung mit einer kurzen Darstellung der letzten Entwicklungsvorgänge, welche sich an dem Embryo innerhalb der ursprünglichen Eihaut abspielen. Und in so fern einige noch unerwähnte Veränderungen der beiden Stadien K_1 und K_2 im Stadium *L* deutlicher zum Ausdruck kommen, ziehe ich deren Besprechung in die Darstellung des letzten Stadiums *L* hinein.

Im Verlaufe der Entwicklung vom Totalbilde 17 zum Totalbilde 18

haben sich die Einzeltheile am Embryo, welche ursprünglich zusammenhangslos auf der Keimscheibe neben einander lagen, zu einem geschlossenen Ganzen vereinigt. Die Kopflappen und die beiden ersten Antennen sind verschmolzen, die beiden Ruderantennen sind im Begriff mit dem Kopftheil zu verwachsen, die Mandibeln sind unmittelbar an die Oberlippe in der Mediane eng an einander gerückt, es tritt auf diese Weise schon jetzt ihre Bedeutung als Kaufuß hervor. So dokumentirt sich aus dem Totalbilde eine Verschiebung der einzelnen Extremitätenbildungen am Kopftheil zu den Segmenten, was bei Identificirung der einzelnen Theile an Schnitten von Bedeutung ist. Es haben sich ferner die drei isolirten Anlagen der Ruderantennen zu einer einheitlichen zweiästigen Extremität verbunden und die erste Maxille will sich hinter der Mandibel zu einer dreieckig erscheinenden Aufwulstung herausbilden.

Hand in Hand mit diesen Verwachsungen und Verschiebungen der Kopfextremitäten zu einander einerseits und zum Thoracoabdominaltheil andererseits macht sich bereits in diesem Stadium eine Zusammenziehung der ganzen Embryonalanlage bemerkbar, so dass der Embryo in gestreckter Form erscheint. Einen deutlichen Beweis für die erfolgte Streckung bieten namentlich die Schnittserien.

Während im Stadium K_2 die Genitalanlage, wie Schnitt 43 zeigt, ungefähr in der gleichen Längslinie mit den beiden Ruderästen lag, so dass sie nach innen ungefähr mit dem Ende derselben abschloss, findet sich dieselbe in den folgenden Stadien Figg. 50, 54 und 59 wenigstens in gleicher Linie mit dem Basaltheile der Ruderantenne. In einzelnen Fällen, zu denen auch das Ei, welchem der Schnitt in Fig. 50 entnommen ist, gehört, ist die Genitalanlage noch weiter der Mediane genähert, so dass sie noch in einem Längsschnitt durch die erste Antenne getroffen ist. Ich nehme an, dass wir es in Zusammenhang mit der nachweisbaren Zusammenziehung der Theile im Cephalothorax auch im Thorax mit einer Zusammenziehung zu thun haben. Aus dem Grunde aber, dass die Zusammenziehung oder Streckung des Thorakaltheiles, wie sie sekundär durch die verschiedene Lage der Genitalanlage zur Mediane gegeben ist, nicht mit Wachsthumsprocessen in Zusammenhang zu bringen ist, möchte ich diesen Streckungsprocess des Embryos in diesem Stadium als einen Beweis für das Sekundäre der gestreckten Form des ausgebildeten Thieres in Anspruch nehmen.

Aus Raummangel, und um noch von den beiden folgenden Entwicklungsphasen einige Schnitte geben zu können, habe ich von dem

vorliegenden Stadium *L* nur drei Schnitte zur Darstellung gebracht; Fig. 50, einen Längsschnitt durch die erste Antenne, Fig. 51, einen Längsschnitt durch das Labrum und die Mandibel, Fig. 52, einen Längsschnitt durch das Labrum und die Afterbildung.

Die ersten Anzeichen für eine Loslösung der Kopfextremitäten von dem Einiveau sind bereits vorhanden; die erste Antenne in Fig. 50 A_1, die, eben so wie die Mandibel in Fig. 51 *Md*, eine äußerst dichte Zellstellung im Ektoderm erreicht hat, beginnt dasselbe in ihrem unteren Abschnitte nach innen umzuschlagen, eben so wächst die Mandibel mit ihrem ektodermalen Endtheil nach innen, um sich im folgenden Stadium von dem Einivean zu lösen. Im Thorakaltheil steht die Aufwölbung des Ektoderms in den ersten Anfängen, so dass sie nur gelegentlich einmal an einem oder dem anderen Schnitt erkennbar ist. Erst mit dem folgenden Stadium, wie die Längsschnitte 53—55 ergeben, wird sie auch im Thoracoabdominaltheil deutlich und zwar an allen Segmenten annähernd gleichzeitig. In Anbetracht der Art der Bildung der Extremitäten sowohl wie der Segmente, die nicht von innen nach außen, sondern umgekehrt, von außen nach innen erfolgt, bringe ich diese Wachsthumsvorgänge im Ektoderm im Verlaufe dieser Stadien in Erwähnung. Nach den Aufwölbungen im Entoderm in Fig. 51 sind sieben oder acht Segmente in der Anlage vorhanden, und, wie Fig. 52 zeigt, das Proctodaeum mit einer geringen Einsenkung bereits in Bildung durch ektodermale Einwucherung begriffen. Zu den Einwucherungen dieses Stadiums gehört außerdem noch die Einwucherung jener kleinen Ektodermzellen, welche die Innenschenkel beider Scheitelplatten im Verlaufe der vorhergehenden Stadien überwachsen hatten, welche ich in etwas vorgeschrittenem Stadium in dem Längsspalt der Totaldarstellung Fig. 18 wiedergegeben habe, und welche sich auch in der Schnittserie des vorliegenden Stadiums Fig. 51 bereits bemerkbar macht.

Die gleichmäßige Ausbreitung des Entoderms zu einer einschichtigen Lage im Thoracoabdominaltheil hat in diesem Stadium ihren Höhepunkt erreicht, und es ist bereits in der Mediane in Folge erhöhter Vermehrungsintensität, welche sich besonders in dem oralen und aboralen Theile der Mittellinie bemerkbar macht, zu einer Zellanhäufung gekommen, welche das Mitteldarmrohr in seinem Bestandtheile charakterisirt. Fig. 52 zeigt diese Zellvermehrung in der Mediane, während die seitwärts geführten Schnitte Figg. 50 und 51 das Entoderm noch einschichtig darstellen.

Mit der Weiterentwicklung des Embryos vermehrt sich das Entoderm successive von der Mediane nach außen, wobei die erste Sonderung des für das Mitteldarmrohr bestimmten Entoderms sich einleitet. Während zu den Seiten des Embryos das Entoderm bereits mehrschichtig ist (Fig. 55), ist es im Schnitt 56, der den Seitentheil der Oberlippe trifft, im vorderen Theile wieder ein dünner Zellstrang, der dann in Fig. 57 in die Masse des Mitteldarmrohres übergeht. So bleibt der Dotter außerhalb des Mitteldarmrohres in der Urleibeshöhle, in der er noch in viel späteren Stadien anzutreffen ist, während deren sich das Mitteldarmrohr als ein solider Zellstrang isolirt und durch sekundäres Auseinanderweichen der radiär gestellten Zellen in seinem Inneren das Darmlumen entstehen lässt.

In den beiden letzten Stadien dieses Entwicklungsabschnittes, welche in den Schnittfiguren 53—57 und 58—62 wiedergegeben sind, ist in so fern eine wesentliche Weiterentwicklung zu verzeichnen, als sich die Extremitäten der Kopfsegmente von dem Embryo losgelöst haben. Wie dieses bereits im letztbeschriebenen Stadium *L* sich andeutete, ist die Loslösung durch ektodermales Wachsthum nach innen zu Stande gekommen, wobei die zugehörigen entodermalen Zellen in die Extremitätenbildung einbezogen wurden, so dass die Körperwand des Embryos gleichsam gegen den Dotter hingeschoben wurde. Schnitt 54, welcher durch die Basis der losgelösten Ruderantenne gelegt ist, giebt von diesem Vorgange ein klares Bild, sobald man es mit der Bildung der ersten Antenne in Figg. 50 und 55 vergleicht. Außer der ersten Antenne A_1, ist in dem Schnitt 55 noch die Mandibel *Md* in ihrem freien Ende getroffen, welches schräg nach außen gerichtet ist. Schnitt 56 durch die Oberlippe *Lb* und die Maxille *Mx* zeigt, dass auch unterhalb der Oberlippe eine Einsenkung des Körpers eingetreten ist, welche, wie Schnitt 57 zeigt, in der Mitte der Oberlippe durch eine vertiefte Einstülpung des Ektoderms bereits zur Bildung des Ösophagus geführt hat. Ein Durchbruch desselben zum Mitteldarmrohr ist noch nicht vorhanden; eben so wenig eine Verbindung zwischen Enddarm und Mitteldarm. Die in Figg. 53 und 54 durch Aufwölbung des Thorax sich einleitende Trennung desselben vom Kopftheil wird in der Folge, wie die Schnitte 58—62 durch ein etwas älteres Stadium zeigen, noch vertieft. Nach der Mitte zu lässt die Einsenkung durch Hervorspringen des ersten Segmentes gegen die Mandibel hin nach, Fig. 60, um im Bereich der Maxillle *Mx* Fig. 62 wieder deutlicher hervorzutreten.

Nachdem ich somit die Entwicklung der Leptodora bis zum Beginn der körperlichen Ausgestaltung mit der ersten Anlage der hauptsächlichen Organe geführt habe, will ich noch das Verhalten der Dotterzellen erwähnen, welche im Verlaufe der letzten Stadien sich zu langen Spindelzellen mit langausgezogenem Plasmakörper umgebildet und in annähernd gleicher Vertheilung in gegenseitigem Kontakt auf der ganzen Ventralseite zwischen Dotter und entodermalem Zellmaterial in einer Schicht ausgebreitet liegen, und es entsteht schon jetzt der Eindruck, als ob dieselben sich zu einem einheitlichen Zellenlager verbinden wollten, um den Dotter vollständig gegen die übrigen Organbildungen in eine geschlossene Höhle abzuschließen. Auf die Bedeutung dieses Vorganges werde ich im zweiten Theile bei der eingehenderen Darstellung der Organbildung zurückkommen.

Berlin, im März 1900.

Litteraturverzeichnis.

1. C. Grobben, Die Entwicklung der Moina rectirostris. Arbeiten aus dem zool. Institut der Universität Wien. Bd. II. 1879.
2. Carl Claus, Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems. Wien 1876.
3. Fr. Müller, Verwandlung der Garneelen. Archiv für Naturgesch. 1863.
4. A. Dohrn, Die Überreste des Zoëastadiums in der ontogenetischen Entwicklung der verschiedenen Crustaceenfamilien. Jen. nat. Zeitschr. Bd. V. 1870.
5. Leydig, Naturgeschichte der Daphniden. Tübingen 1860.
6. Carl Claus, Zur Kenntnis der Organisation und des feineren Baues der Daphniden. Diese Zeitschr. Bd. XXVII. 1876.
7. A. Weismann, Beiträge zur Naturgeschichte der Daphniden. Diese Zeitschr. Bd. XXVIII. 1877.
8. G. O. Sars, Om en dimorph Udvikling samt Generationsvexel hos Leptodora. 1873.
9. Klunzinger, Beiträge zur Kenntnis der Limnadiden. Diese Zeitschr. Bd. XIV. 1864.
10. A. Weismann, Über Bau und Lebenserscheinungen von Leptodora hyalina. Diese Zeitschr. Bd. XXIV. 1874.
11. P. Samassa, Keimblätterbildung bei den Cladoceren. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLI. Bonn.
12. P. Samassa, Wintereier der Cladoceren. Zool. Anzeiger. Bd. XX.
13. Lebedinsky, Die Entwicklung der Daphnia aus dem Sommerei. Zool. Anz. 14. Jahrg. 1891.

14. VALENTIN HÄCKER, Die Entwicklung der Wintereier. Bericht der naturforsch. Gesellschaft Freiburg. Bd. VIII.
15. G. W. FOCKE, Der Bremer Stadtgraben. Sonntagsblatt der Weserzeitung. 1846. Nr. 34.
16. W. LILLJEBORG, Beskrifning öfver tvenne markling Crustaceer af ordningen Cladocera. 1860.
17. P. E. MÜLLER, Bidrag til Cladocerernes Fortplantnings historie. Naturhist. Tidskrift. Bd. V. 1868.
18. N. WAGNER, Arbeiten der ersten Sitzung russ. Naturforscher in St. Petersburg 1868.
19. SCHOEDLER, Sitzungsbericht der Gesellschaft naturforsch. Freunde Berlin 1876. Mittheilungen über Leptodora Kindtii.
20. SAMTER, Die Veränderung der Form und Lage der Schale von Leptodora hyalina während der Entwicklung. Zool. Anz. 1895. Nr. 483 u. 484.
21. A. WEISMANN, Zur Naturgeschichte der Daphniden. Über die Bildung von Wintereiern bei Leptodora hyalina. Diese Zeitschr. Bd. XXVII. 1876.
22. WEISMANN u. ISCHIKAWA, Über die Bildung der Richtungskörperchen bei thierischen Eiern. Bericht der naturf. Gesellschaft Freiburg. Bd. III. 1887.
23. REICHENBACH, Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebses. Abhandlung SENCKENBERG. naturf. Gesellschaft Frankfurt. Bd. XIV. 1886.

Erklärung der Abbildungen.

Durchgehende Bezeichnungen:

A_1, erste Antenne;
A_2, Basalstück der Ruderantenne;
Abds, Abdominalsegment;
A_2En, Endopodit der zweiten Antenne;
A_2Ex, Exopodit der zweiten Antenne;
Aft, After;
C, Kopf;
D, Darm;
Dp, Deutoplasma;
Dz, Dotterzellen;
Ect, Ektoderm;
Ent, Entoderm;
G, Genitalanlage;
Gstrm, Gastrulamund;
Gz, Geschlechtszellen;
Llo, Oberlippe;
M, Mundbildung;
Md, Mandibel;
Mx_1, erste Maxille;
Mx_2, zweite Maxille;
Mxb, Maxillarbildung;
Nr, Neuroblasten;
Oe, Ösophagus;
Ov, Ovarium;
S, Scheitelplatte;
Si, Innenschenkel der Scheitelplatte;
Thrabd, Thoracoabdominalplatte;
Thrs, Thorakalsegment.

Tafel XI.

Fig. 1. Totaldarstellung des ungefurchten Eies. Im Inneren desselben liegt die erste Furchungszelle *A*. Von ihr aus gehen Plasmastraßen zur Eioberfläche. Die eingetragenen Kreise geben das Deutoplasma im optischen Durchschnitt, die Punktation das Keimhautblastem.

Fig. 2. Totaldarstellung des Eies nach erfolgter erster Zellfurchung. Im

Eiinnern liegen die beiden Furchungszellen zu beiden Seiten des durch animalen und vegetativen Eipol gelegten Meridians.

Fig. 3. Totaldarstellung des Eies nach erfolgter zweiter Zellfurchung. Die mit gleichen Buchstaben bezeichneten Furchungszellen entstammen ein und derselben Mutterzelle. Die beiden dunkel schattirten Furchungszellen liegen im Vordergrunde. Die asymmetrischen Eihälften liegen rechts und links neben einander.

Fig. 4. Totaldarstellung des Eies nach erfolgter dritter Zellfurchung. Das Ei ist im Vergleich zur Fig. 3 von rechts nach links um 90° gedreht zur Darstellung gebracht, so dass die asymmetrischen Eihälften nicht mehr neben einander, sondern unter einander zu liegen kommen.

Fig. 5. Totaldarstellung des Eies mit sechzehn Furchungszellen auf der Eioberfläche. Das Ei ist in gleicher Lage wie das der Fig. 4 dargestellt. Die von gleichem Ursprung stammenden Furchungszellen sind mit gleichen Buchstaben bezeichnet. Die weniger scharf schattirten Furchungszellen, welche zu den dunkleren in schräger Richtung verlaufen, liegen auf der Eioberfläche der entgegengesetzten Eihälfte.

Tafel XII.

Fig. 6. Totaldarstellung des Eies mit 32 Furchungszellen auf der Eioberfläche. Die roth dargestellten verlaufen schräg über den animalen, die grün dargestellten schräg über den vegetativen Eipol. Das Ei befindet sich in gleicher Stellung wie das der Fig. 4 und 5. Die einander genäherten Zellen sind eines Ursprungs.

Fig. 7. Totaldarstellung des Eies mit 64 Furchungszellen auf der Eioberfläche. Das Ei befindet sich in der Stellung der Fig. 6. Um die beiden Eipole liegen je 16, um den Äquator 32 zusammengehörige Furchungszellen, die Tochterzellen sind in der entsprechenden Farbe der vorhergehenden Darstellung wiedergegeben.

Fig. 8. Das Ei ist um seinen Äquator um 90° gedreht, so dass der animale Eipol in der Mitte der zugekehrten Kugelfläche liegt. In derselben Lage sind alle folgenden Totaldarstellungen wiedergegeben. In der zugekehrten Kugelfläche ist die erste Differenzirung des Urentoderms bemerkbar.

Fig. 9. Totaldarstellung der differenten Entodermscheibe.

Fig. 10. Totaldarstellung der Immigration des Entoderms.

Fig. 11. Totaldarstellung des Überwachsungsprocesses über die Entodermscheibe. Der größte Theil der Entodermzellen befindet sich bereits unter dem Ektoderm.

Tafel XIII.

Fig. 12. Totaldarstellung des Stadiums *E*. Am Vorderrande der Entodermscheibe liegen die großen Zellen der Scheitelplatten (*S*), zu den beiden Seiten entstehen die Zellkoncentrationen der Ruderantennenäste A_2Ex, A_2En. Der Hinterrand bildet den Thoracoabdominaltheil.

Fig. 13. Totaldarstellung des Stadiums *F*. Die Scheitelplatten (*S*) sind in zwei Schenkel aus einander getrieben. Im Bereich des Gastrulamundes liegt die Kurvenbildung der ersten Antenne (A_1) und der Mandibel (*Md*) zu beiden Seiten der Äste der Ruderantenne A_2Ex, A_2En. In der Mitte der Keimscheibe liegen einige Dotterzellen (*Dz*) unter dem Ektoderm.

Fig. 14. Totaldarstellung des Stadiums *G*. Embryo mit den Thorakal-

segmenten. Die Scheitelplatten und die Extremitätenanlagen haben ihre gegenseitige Lage verändert. Die Genitalanlage tritt an den Seiten der Keimscheibe auf.

Fig. 15. Totaldarstellung des Stadiums *H* (*I*). Embryo mit drei Thorakalsegmenten und dem in Bildung begriffenen vierten Thorakalsegment. Die Oberlippe (*Lb*) tritt als Neubildung hervor.

Fig. 16*a*. Totaldarstellung des Thorakaltheiles des Stadiums *H*. Zellkoncentration auf den drei Thorakalsegmenten (Taf. XVI).

Fig. 16*b*. Totaldarstellung des Thorakaltheiles des Stadiums *I*. Zellkoncentration auf den vier Thorakalsegmenten (Taf. XVI).

Fig. 17. Totaldarstellung des Stadiums *K*. Embryo mit fünf Thorakalsegmenten. Der Innenschenkel der Scheitelplatten ist vollständig überwachsen. Die erste Antenne und die Mandibel sind dem Kopftheil genähert. Der Basaltheil der Ruderantenne tritt hervor. Die Thorakalsegmente heben sich durch ihre Zellstellung scharf von einander ab, die Neuralrinne ist in Bildung begriffen.

Fig. 18. Totaldarstellung des Stadiums *L*. Embryo mit sieben Thoracoabdominalsegmenten. Die Maxillarsegmente sind in Bildung begriffen.

Tafel XIV.

Fig. 19. Längsschnitt durch die Mitte der Entodermscheibe aus einem Stadium zwischen *B* und *C*.

Fig. 20. Längsschnitt durch die Mediane aus dem Stadium *C*.

Figg. 21 u. 22. Längsschnitte durch die Mitte der Entodermscheibe aus dem Stadium *D*. Fig. 21. Dotterzelle *Dz* hat sich aus dem Epithel losgelöst. Am Hinterrande der Entodermscheibe schieben sich die Ektodermzellen in einander.

Figg. 23 u. 24. Längsschnitte durch das Stadium *E*. Schnitt 23 geht seitwärts von der Scheitelplatte, Schnitt 24 trifft in *S* die Scheitelplatte.

Figg. 25—28. Längsschnitt durch das Stadium *F*. Die Schnitte 25, 26, 28 entstammen derselben Schnittserie. Schnitt 25 geht seitwärts von der Mediane durch die Scheitelplatte (*S*). In *Gstrm* ist der Gastrulamund getroffen. Zwischen ihm und den Zellen der Scheitelplatte liegen die kleinen in die Scheitelplatte hineinwandernden Ektodermzellen. Schnitt 26 geht durch die erste Antenne (A_1) und die Mandibel (*Md*). Schnitt 27 trifft den Außenschenkel der Scheitelplatte.

Figg. 29—34. Längsschnitte durch das Stadium *G*.

Fig. 29. Schnitt seitwärts von der Scheitelplatte durch die erste Antenne.

Fig. 30. Schnitt durch die erste Antenne, ein wenig der Mediane genähert. Beide Schnitte treffen die Genitalzellen.

Fig. 31. Längsschnitt durch dasselbe Stadium *G* noch etwas weiter der Mediane genähert. Die erste Anhäufung der Genitalzellen ist durchschnitten.

Fig. 32. Längsschnitt durch die Mandibel, die Genitalzellen in der Mitte der Keimscheibe.

Figg. 33 u. 34. Schnitte durch die Scheitelplatten, zeigen unmittelbar hinter den großen Zellen der Scheitelplatten die kleinen in Wucherung befindlichen Ektodermzellen; in *Gstrm* ist der Gastrulamund angeschnitten.

Figg. 35—38. Längsschnitte durch das Stadium *H* (*I*). Schnitt 35 geht durch die Seite der Keimscheibe und trifft in A_2 die Ruderantenne und die mit *Ths 1-3* bezeichneten Abschnitte der Thorakalplatte. Schnitt 36 geht durch die Scheitelplatte, die erste Antenne und die Mandibel.

Tafel XV.

Fig. 37. Schnitt durch den Innenschenkel der Scheitelplatte und die Seite der Oberlippe.

Fig. 38. Schnitt zwischen beiden Scheitelplatten durch die Mitte der Oberlippe.

Figg. 39—42. Längsschnitte durch das Stadium K_1. Schnitt 39 geht durch die Ovarialanlage. Schnitt 40 geht durch den Außenschenkel der Scheitelplatte, die erste Antenne und die Mandibel. Schnitt 41 geht durch die Mediane zwischen beiden Scheitelplatten. Schnitt 42 geht durch den Innenschenkel der Scheitelplatte der zweiten Embryonalseite.

Figg. 43—49. Längsschnitte durch das Stadium K_2. Der Embryo besitzt sechs in Bildung begriffene Thorakalsegmente. Schnitt 43 geht durch die Ruderantenne und die Genitalanlage. In Folge der seitlichen Krümmung des Embryos ist die Ruderantenne schief durchschnitten. Fig. 44 geht durch die erste Antenne und trifft vor dem ersten Thorakalsegment die in Bildung begriffenen Maxillarsegmente. Schnitt 45 geht durch den Außenschenkel der Scheitelplatte. Schnitt 46 geht durch den Innenschenkel der Scheitelplatte *Si*, die Oberlippe und die Mandibel. Schnitt 47 schneidet den Embryo im Bereich der Mediane. Ein Theil der Neuroblasten des Innenschenkels ist in die Oberlippenbildung eingezogen. Schnitt 48 schneidet den Embryo unmittelbar vor der Mediane. Schnitt 49 geht durch die Mediane selbst.

Tafel XVI.

Figg. 50—52. Längsschnitte durch das Stadium *L*. Schnitt 50 geht durch die Scheitelplatte, die erste Antenne und die Genitalanlage. Schnitt 51 geht durch die Oberlippe, die Mandibel und die Maxillen. Schnitt 52 geht durch die Oberlippe und die Afterbildung.

Figg. 53—57. Längsschnitte durch ein weiter entwickeltes Stadium. Schnitt 53 geht durch die Äste der Ruderantenne. Schnitt 54 geht durch die Basis derselben. Schnitt 55 geht durch die Mandibel. Schnitt 56 geht durch die Oberlippe und die Maxillen. Schnitt 57 geht durch die Mediane und schneidet das Lumen des Ösophagus und die Aftereinstülpung.

Figg. 58—62. Längsschnitte durch das letzte der in der Eischale befindlichen Stadien. Schnitt 58 geht durch die Äste der Ruderantenne. Schnitt 59 geht durch die Basis derselben und durch die Genitalanlage. Schnitt 60 geht durch die erste Antenne und die Mandibel. Schnitt 61 geht durch die Seite der Oberlippe. Schnitt 62 geht durch das Stomatodäum und das Proctodäum. Schnitt 63 giebt einen Schnitt durch die erste Furchungszelle mit ihren protoplasmatischen Ausläufern.

Fig. 64 giebt einen Querschnitt durch das Stadium *Z* (Fig. 8).

Fig. 16*a* u. 16*b* siehe p. 259.

Sipunculus nudus.

Von

S. Metalnikoff
(St. Petersburg).

Mit Tafel XVII—XXII.

Sipunculus nudus hat das Aussehen eines großen runden Wurmes von Fingerdicke und 22—27 cm Länge. Die starke Kontraktilität der Körperwandung hindert die Untersuchung im frischen Zustande. Bei der geringsten Verletzung der Haut kontrahirt sich der Körper und der Darm wird nach außen gestülpt. In Folge dessen muss das Thier vor der Untersuchung betäubt werden. Die Betäubung wird folgendermaßen vorgenommen: das Thier wird in ein nicht großes mit Meerwasser gefülltes Gefäß untergebracht, in welches allmählich Alkohol hinzugefügt wird (auf 100 Theile Wasser 5 Theile Alkohol); nach 8—12 Stunden streckt der Sipunculus den Rüssel vollkommen heraus und reagirt nicht auf Reize.

Der Körper des Sipunculus ist von cylindrischer Form, vorn schmäler, hinten verbreitert. Am vorderen Ende ist die Mundöffnung gelegen, welche von kranzförmig angeordneten Tentakeln umgeben ist. Auf die Tentakel folgt der Rüssel, der bei der geringsten Reizung in den Körper eingezogen wird. Der Rüssel ist mit kleinen zugespitzten Papillen bedeckt, die demselben ein unebenes Aussehen gewähren. Die Papillen bedecken nicht den ganzen Rüssel, sie fehlen vollkommen an der Basis desselben. Der Rüssel stellt die unmittelbare Fortsetzung des Körpers dar; letzterer ist von einer sehr dicken Cuticula bedeckt, die durch regelmäßige Längs- und Querfalten in kleine Quadrate getheilt wird. Das hintere Ende des Körpers läuft in einen stumpfen Kegel aus, hier ist die Cuticula zwei- oder dreimal dicker als auf dem übrigen Körper und entbehrt der Quer- und Längsfalten, die für den mittleren Theil des Körpers charakteristisch

sind. Auf der Grenze zwischen Rüssel und Körper lässt sich leicht eine kleine spaltförmige Öffnung konstatiren, welche den Anus darstellt. Auf der entgegengesetzten Seite verläuft längs des ganzen Körpers ein Nervenstamm; diese Seite pflegt man mit Bauchseite, diejenige, auf der der Anus gelegen ist, mit Rückenseite zu bezeichnen.

In der Nähe der Analöffnung finden sich auf der Bauchseite noch zwei kleine, mit unbewaffnetem Auge kaum wahrnehmbare Öffnungen, welche in die sog. Segmentalorgane führen.

Um den inneren Bau des Thieres kennen zu lernen ist es erforderlich die Wandungen längs des ganzen Körpers aufzuschneiden und die Ränder zur Seite zu ziehen; dabei erhält man ein Bild, wie es Fig. 1 darstellt. Vorn ist der Mund mit den Tentakeln gelegen, von der Basis der letzteren entspringen vier Musculi retractores, welche den Rüssel ins Innere des Körpers zurückziehen. Zwischen den Retraktoren ist der Schlund mit zwei Gefäßen wahrnehmbar, der bis zur Basis der Muskeln herunterzieht. Weiterhin geht der Schlund in den Mitteldarm über, welcher eine lange spiralförmig gewundene Röhre darstellt.

Um die Lageverhältnisse des Darmes zu verstehen ist es erforderlich die Windungen desselben zu lösen. Ein derartig gelöster Darm ist auf Fig. 2 dargestellt. Von der Basis der Retraktoren zieht der Darm ungefähr 3—4 cm weit nach unten, biegt alsdann um und zieht nach oben fast bis zur Basis der Retraktoren, worauf er wiederum umbiegt und sich bis zum Schwanzende hinabsenkt, wo er aufs Neue eine Schleife bildet und nach oben bis zur Analöffnung hinaufzieht, alle diese Theile des Darmes sind zu einer Spirale aufgewunden.

Nahe bei der Analöffnung befinden sich zu Seiten des Darmes zwei kleine Drüsen, die sog. Analdrüsen; um ein Weniges tiefer liegt der Blindfortsatz.

Dicht bei der Analöffnung inserirt ein kleiner fadendicker Muskel, der dem Darme dicht anliegt und stellenweise mit der Wandung des Darmes verwächst; derselbe verläuft in der Mitte der, vom Darm gebildeten, Spirale.

Die Innenseite der Körperwand ist von dicken Muskelbündeln bedeckt, welche den ganzen Körper entlang ziehen; ihre Zahl beträgt 30—32; in den Zwischenräumen zwischen den Längsmuskelbündeln lassen sich leicht ringförmige Muskelbündel nachweisen.

Der Analöffnung genau gegenüber zieht den ganzen Körper entlang der Nervenstamm in Gestalt eines langen regelmäßigen Fadens,

der in dem Zwischenraum zwischen zwei Längsmuskelbündeln gelagert ist. Von dem Nervenstamm gehen feine kaum wahrnehmbare Seitenäste ab, die zunächst nach unten verlaufen und darauf senkrecht vom Stamme abbiegen. Unten endigt der Nervenstamm mit einer Verdickung, wie es Fig. 1 zeigt (*gr*).

Im vorderen Theil des Körpers, an der Ursprungsstelle des Rüssels, sondert sich der Nervenstamm von der Körperwand ab und verläuft frei in der Leibeshöhle zum Kopfende hin in Begleitung zweier kleiner Muskelbündel, welche zu beiden Seiten des Nervenstammes gelagert, demselben als Stütze dienen. Von diesem Abschnitt des Nervenstammes entspringen sechs bis acht Paar Äste, die den Rüssel innerviren und dessgleichen frei in der Leibeshöhle aufgehängt sind. Bevor dieselben die Muskulatur erreichen zerfallen sie in mehrere feine Zweige.

An der Basis der Tentakel zerfällt der Nervenstamm in zwei Äste, die den Schlund umfassen und zum Gehirn ziehen, indem sie dabei einen Ring bilden.

Auf der Grenze zwischen Körper und Rüssel münden zwei sog. Segmentalorgane nach außen; dieselben stellen zwei große in die Länge gezogene Säcke von gelbbrauner Farbe vor. Ihre Größe hängt von der Größe des Thieres ab. Bei großen Sipunculi erreichen sie eine Länge von 3—5 cm.

Es bleibt noch übrig die kleine Geschlechtsdrüse zu erwähnen, die an der Basis der Bauchretraktoren in Form eines dünnen kaum bemerkbaren Bandes gelegen ist.

I. Die Körperwand.

Die Körperwand des Sipunculus stellt eine dicke, elastische mit einer Cuticula und einer starken Muskulatur versehene Hülle dar, in welcher folgende Theile unterschieden werden können: 1) Cuticula, 2) Hypodermis, 3) Cutis, 4) Ringmuskeln, 5) schräge Muskeln, 6) Längsmuskeln.

1) Die Cuticula besteht aus mehreren Schichten, die auf Querschnitten gut wahrnehmbar sind und nach Maceration sich von einander ablösen lassen. Die Cuticula ist sehr dick im Schwanzende und im Rumpfe und bedeutend dünner auf dem Rüssel und den Tentakeln. Auf dem Rüssel bildet dieselbe kleine Papillen, durch welche derselbe ein rauhes Aussehen erhält. Im Rumpf ist die Cuticula mit einer Menge Quer- und Längsfalten besetzt, die sich bei

der Kontraktion des Thieres stark vertiefen und bei der Ausdehnung fast vollkommen verschwinden. Diese Falten sind unzweifelhaft das Resultat der starken Kontraktilität der Körperwände.

Bei der Behandlung mit schwacher Salpetersäure hebt sich die Cuticula leicht ab, sehr häufig mitsammt der Hypodermis und den in derselben eingeschlossenen Drüsen. Beim Studium einer derartig losgelösten Cuticula kann man sich mit der Vertheilung der Drüsen und der Sinnesorgane bekannt machen. Alle diese Organe sind in Längsreihen an den Seiten der Längsfalten angeordnet. Daselbst lässt sich auch leicht eine große Anzahl kleiner Öffnungen wahrnehmen, die als Ausführungsgänge der Drüsen fungiren.

2) Die Hypodermis stellt eine Schicht von Epithelzellen dar, die unmittelbar unterhalb der Cuticula gelegen ist. Nach einer Methylenblauinjektion färben sich die Zellen intensiv und treten bei der Betrachtung im Mikroskop sehr deutlich in Erscheinung. Dabei färbt sich eigentlich nicht die Zelle, sondern vielmehr die in derselben vorhandenen Körner; der Kern und die Zellgrenzen bleiben ungefärbt.

Zwischen den Hypodermiszellen liegen zerstreut zwei- und mehrzellige Drüsen und Sinnesorgane in großer Zahl.

Schon lange haben diese Organe die Aufmerksamkeit der Beobachter auf sich gelenkt. Es existiren mehrere genaue Beschreibungen, die sich jedoch mehr oder weniger gegenseitig widersprechen. Keferstein und Ehlers hielten diese Organe für Drüsen, Leydig für Sinnesorgane; Andreae beschreibt drei Arten von Organen in der Haut des Sipunculus: einzellige Drüsen, mehrzellige Drüsen und Sinnesorgane; Ward unterscheidet zwei Arten von Drüsen. Vogt und Yung bestreiten die Richtigkeit der Beobachtungen ihrer Vorgänger. »Nous croyons au contraire de montrer que toutes les glandes cutanées du Siponcle sont monocellulaires et que les aspects differents qu'elles présentent en effet ne resultent que des modifications successives que subit leur contenu. Pour arriver à cette conclusion, il faut aussi examiner des animaux frais et confronter les observations faites sur des coupes avec les observations de la surface interne du tissu hypodermique« (p. 381).

Diese Widersprüche in den Ansichten der Beobachter über den Bau und die Bedeutung der Hautorgane erklären sich durch die Schwierigkeiten der Untersuchung. Der Körper von Sipunculus ist, wie bekannt, von einer dicken Cuticula bedeckt, die das Eindringen der Fixirungsflüssigkeiten hindert. Andererseits schrumpfen heraus-

geschnittene Stücke und verändern sich derart im Folge der Kontraktion, dass alle Organe bis zur Unkenntnis entstellt erscheinen. Aus diesen Gründen ist es nothwendig das Thier zunächst zu betäuben, wenn das Thier alsdann seinen Rüssel ausgestreckt hat und aufgehört hat auf Reize zu reagiren, dann muss die Fixirungsflüssigkeit in die Leibeshöhle injicirt werden und das Thier in toto in ein mit der Fixirungsflüssigkeit gefülltes Gefäß gebracht werden.

Nach Verlauf einiger Zeit, wenn die dicken Muskelbündel abgetödtet sind, wird das Thier in mehrere Stücke zerschnitten, die zur Untersuchung erforderlichen Organe ausgeschnitten und die Fixirung die erforderliche Zeit fortgesetzt. Auf diese Weise wird ein zweifaches Ziel erreicht: erstens dringt bei der Injektion die Fixirungsflüssigkeit leichter ein, und zweitens werden die Körperwände stark ausgedehnt.

Zur Fixirung wandte ich folgende Flüssigkeiten an: 1) Die GILSON'sche Flüssigkeit; 2) ein Gemisch von gesättigter Sublimatlösung und Osmiumsäure, wie es APÁTHY in seinen Arbeiten empfiehlt; 3) die HERRMANN'sche und FLEMMING'sche Mischung. Zur Färbung benutzte ich Gold nach APÁTHY's Verfahren, sowie Hämalaun, Pikrokarmin und Mucinkarmin.

Mit Hilfe dieser Methoden der Fixirung und Färbung gelang es mir, die Struktur der Drüsen und Sinnesorgane recht genau zu studiren. Besonders zweckentsprechend erwies sich die von APÁTHY gefundene Färbemethode mit Gold, die er selbst Nachvergoldung nennt. Die Methode eignet sich nicht nur zum Studium der Nerven, sondern auch anderer zelliger Elemente und Fasern. Dank diesem Verfahren gelang es mir, Einzelheiten der Struktur der Drüsen und Sinnesorgane wahrzunehmen, die bei Anwendung anderer Methoden durchaus nicht in die Erscheinung treten.

Ich gehe nun zur Beschreibung der verschiedenen Organe über, die sich in der Haut von Sipunculus vorfinden. Vor allen Dingen ist jedoch hervorzuheben, dass die Struktur dieser Organe stark variirt, je nachdem, ob sie im Rüssel, im Rumpfe oder im Schwanz gelegen sind. Aus diesem Grunde ist es gerathen zwecks bequemerer Beschreibung den Körper des Sipunculus in mehrere Zonen einzutheilen, je nach der Struktur und Anordnung der Drüsen und Sinnesorgane:

1) die Zone der Tentakel,
2) die Zone des Rüssels,
3) die Zone des Rumpfes,
4) die Zone des Schwanzes.

1) Die Drüsen und Sinnesorgane in den Tentakeln. Die Innenseite der Tentakel ist mit großen Flimmerzellen bedeckt, auf deren Bau ich weiter unten ausführlicher eingehen werde. Zwischen diesen Zellen sind kleine einzellige Drüsen zerstreut, deren Anwesenheit es mir nur nach Fixirung in HERRMANN'scher Mischung und Färbung mit Methylenblau und Eosin zu konstatiren gelang. Diese Drüschen haben die Form eines ausgezogenen Kegels, dessen Basis zur Peripherie gerichtet ist. In seltenen Fällen gelingt es auf Schnitten die ganze Drüse wahrzunehmen, wie es auf Fig. 10 *tgl* dargestellt ist. In der Regel ist entweder nur der periphere erweiterte Theil oder der innere zugespitzte sichtbar. Die Drüschen unterscheiden sich von dem sie umgebenden Flimmerepithel durch eine Menge kleiner kugelförmiger Vacuolen.

Irgend welche Sinneszellen, wie sie WARD auf der Innenfläche der Tentakel des Sipunculus beschreibt, habe ich nicht gefunden.

Die Außenfläche der Tentakel unterscheidet sich scharf von der Innenfläche. Statt der großen, für die Innenseite charakteristischen Flimmerepithelzellen, findet sich hier unterhalb der dünnen Cuticula eine Schicht kleiner Zellen, welche den oben beschriebenen Hypodermiszellen ähneln. Auf dieser Seite der Tentakel sind besondere Sinnesorgane in Form kleiner Höcker gelagert. VOGT und YUNG beschreiben sie unter der Bezeichnung »les glandes vibrantes«, WARD als Sinnespapillen. Bereits aus diesen Bezeichnungen ist es ersichtlich, dass die genannten Autoren die Bedeutung dieser Organe verschieden auffassen: die einen halten sie für Drüsen, die anderen für Sinnesorgane.

Diese Organe erscheinen in Form kleiner von Flimmerepithel bedeckten Erhebungen. In der Mitte der Erhebung ist eine kleine Öffnung, die in eine kleine, dessgleichen von Flimmerepithel ausgekleidete Höhle führt. Die Höhle ist dermaßen klein, dass die Flimmern der gegenüberliegenden Zellen sich berühren. Fig. 14 stellt einen Durchschnitt durch ein derartiges Organ dar; aus derselben ist klar ersichtlich, dass das ganze Organ aus hohen, mit langen Flimmern besetzten, Epithelzellen besteht. Diese Zellen stellen eine Modifikation der epithelialen Hypodermiszellen dar, wovon man sich leicht auf Schnitten überzeugen kann, auf denen der allmähliche Übergang der Hypodermiszellen in die hohen Flimmerzellen des genannten Organs wahrnehmbar ist. Jede Zelle hat einen großen, in die Länge gezogenen, ungefähr in der Mitte der Zelle gelegenen Kern. Irgend welche andere Zellen drüsiger Natur ähnlich denen,

die ich an der Innenseite der Tentakel beschrieben habe, habe ich hier nicht gefunden. Nach Behandlung der Schnitte mit Goldchlorid und Ameisensäure nach APÁTHY's Verfahren treten im Inneren des eben beschriebenen Organs eine Reihe feiner Fibrillen hervor, wie sie auf Fig. 33 dargestellt sind. Alle diese Fibrillen sind vollkommen schwarz gefärbt und sondern sich scharf von den anderen Gewebselementen ab, welche eine röthliche Farbe annehmen. Jede Flimmerzelle des Organs besitzt offenbar eine eigene durch sie hindurchziehende Fibrille. In den Fällen, wenn auf den Schnitten eine Reihe von Zellen eng bei einander gelagert ist, fällt es schwer, die Lage der Fibrillen zu bestimmen: ob sie durch die Zellen oder zwischen den Zellen hindurchziehen. Auf einem Präparate ist es mir jedoch gelungen, einige, wahrscheinlich in Folge der Maceration, von einander losgelöster Flimmerzellen zu finden; eine derselben ist auf Fig. 33 dargestellt. In allen ähnlichen Fällen fand ich die Fibrille nicht neben der Zelle, sondern in ihr. Dessgleichen habe ich nicht selten beobachtet, dass die Fibrille um den Kern herum biegt, wobei sie demselben dicht angelagert war; dieses Verhalten weist, meiner Ansicht nach, dessgleichen darauf hin, dass die Fibrille in der Zelle und nicht außerhalb derselben verläuft. Um Einiges oberhalb des Kernes zerfällt jede Fibrille in ein Bündel noch feinerer Fibrillen, die kegelförmig aus einander weichen und zur Basis der Flimmer hinziehen, wo sie in kaum wahrnehmbaren Verdickungen endigen, welche zwischen den Flimmern gelegen sind. Die Flimmern der Zellen stellen in Folge dessen keine unmittelbare Fortsetzung der oben erwähnten Fibrillen dar.

Ähnliche Fibrillen in den Flimmerzellen beschreibt auch APÁTHY in seiner bemerkenswerthen Arbeit (Das leitende Element der Nervenfaser). Er findet dieselben im Darm und den Exkretionsorganen von Lumbricus sowie Anodonta und Unio.

Genannter Autor hat auch den Zerfall der Fibrillen in ein Bündel feinerer Fibrillen beobachtet, welche zur Basis der Flimmern herantreten und in Verdickungen endigen. Er beschreibt genau die Beschaffenheit dieser Fibrillen und ihre Beziehungen zu den Flimmern und kommt zum Schluss, dass dieselben den Nervenfibrillen, den sog. Neurofibrillen, gleichen, welche er in jedem Nervenelement beobachtet hat. Er schreibt: »Die aufgezählte Reihe von Eigenschaften, durch welche sich der Fibrillenconus von den Cilien derselben Zellen unterscheidet und in welchen seine Strahlen mit den Neurofibrillen übereinstimmen, wird meine Annahme, dass wir es im Fibrillenconus mit

dem Innervirungsmodus der Flimmerzelle zu thun haben, wohl rechtfertigen. Der Mangel eines Neurofibrillengitters, die mit den kontraktilen Elementen wahrscheinlich doch alternirende Anordnung der Äste der innervirenden Primitivfibrille, welche sich in der Zelle verzweigt; das Fehlen einer innigeren topographischen Beziehung zwischen Kern und Neurofibrillen: Alles sind Verhältnisse, welche die Innervirung der Flimmerzelle auf denselben Typus wie die der Muskelzelle zurückführen lassen« (p. 707).

Mir ist es nicht gelungen, den Bau dieser Nervenfibrillen und ihre Beziehungen zu den Flimmern so genau zu studiren, da ich nicht die bemerkenswerthe Fixirung und Färbung erreichen konnte. die die Präparate APÁTHY's auszeichnen, nichtsdestoweniger trat auch auf meinen Präparaten die Neurofibrille selber und ihr Zerfall in die feinsten Fibrillen mit wunderbarer Klarheit, die keinen Zweifel aufkommen lässt, hervor.

2) Die Drüsen und Sinnesorgane des Rüssels. Wie ich bereits oben erwähnt habe, ist die Haut des Rüssels durch besondere zugespitzte Zähnchen oder Papillen ausgezeichnet. Auf Schnitten erscheinen diese Zähnchen in Form breiter kegelförmiger auf eine Seite geneigter Erhebungen der Haut. Zwei derartige Zähnchen sind auf Fig. 9 abgebildet. Wie aus der Zeichnung ersichtlich ist, sind alle Drüsen und Sinnesorgane nur auf einer Seite des Zähnchens und zwar auf der äußeren gelagert. Sie stellen große kegelförmige Gebilde dar, die sich tief ins Bindegewebe der Papille hineinsenken. Als die charakteristischen Drüsen des Rüssels müssen die zweizelligen angesehen werden. Auf jedem Schnitt durch eine Papille findet man vier und mehr derartiger Drüsen auf verschiedenen Stadien der Entwicklung. Auf dem Gipfel der Papille sind gewöhnlich die jungen Drüsen anzutreffen.

Die Drüse hat die Form einer regelmäßigen Kugel, deren untere zur Cuticula gerichtete Seite in einen kleinen Hals ausgezogen ist, derselbe stellt den Ausführungsgang der Drüse dar, durch welchen der Inhalt nach außen geleitet wird. Außen ist die Drüse von einer derben Hülle umgeben, deren Bau nur nach Behandlung der Präparate mit Gold und Ameisensäure studirt werden kann. In derartigen Präparaten treten auf der Hülle der Drüse eine Reihe feiner Fibrillen mit großer Deutlichkeit hervor, die derselben ein streifiges Aussehen verleihen; diese Fibrillen ziehen um die Drüse herum. wobei sie jedoch einander nicht parallel gerichtet bleiben, sondern sich fächerförmig ausbreiten, wie es Fig. 18 *gl* zeigt.

Die Drüse selber besteht aus zwei großen Zellen, die von einander durch eine stets deutlich sichtbare Scheidewand getrennt sind. Die Scheidewand erstreckt sich vom oberen Ende der Drüse bis zum unteren bis dicht an den Ausführungsgang. Jede Zelle enthält in der Mitte einen Kern (Fig. 5).

Über dem Ausführungsgang ist eine kleine, ovale Höhle gelegen, die dessgleichen von der oben erwähnten Scheidewand getheilt wird. Sehr häufig lassen sich auch in dieser Höhle eine Menge feiner Fasern beobachten, die sich in verschiedenen Richtungen durchkreuzen und eine Art Netz bilden (Fig. 5).

Auf dem Gipfel der Papille finden sich, wie erwähnt, gewöhnlich jüngere Drüsen. Sie haben das Aussehen kleiner Kugeln, die auf dünnen Stielen sitzen, letztere stellen die Ausführungsgänge dar. Derartige junge Drüsen sind auf Fig. 9 *jgl* und bei stärkerer Vergrößerung auf Fig. 12 dargestellt. Häufig sind sie dermaßen klein, dass sie sich der Beobachtung entziehen. Ein jedes dieser kugelförmigen Gebilde hat eine kleine Höhlung, die unter dem Ausführungsgang gelegen ist. Ihr Bau unterscheidet sich vom Bau der großen Drüsen einmal darin, dass die Kerne eine andere Lagerung haben als bei den letzteren; während bei diesen die Kerne über der Höhle symmetrisch zu Seiten der Scheidewand angeordnet sind, ist bei den kleinen Drüsen ein Kern oben, der andere unten dicht beim Ausführungsgang. Ein zweiter Unterschied besteht darin, dass sie keine, sie in zwei Hälften theilende Scheidewand besitzen, die für die großen Drüsen charakteristisch ist. Diese Unterschiede sind dermaßen bedeutend, dass ich die kleinen Drüsen für besondere Organe hielt, die mit den großen Drüsen nichts gemein haben. Unlängst nun fand ich auf einem meiner Präparate ein Gebilde, welches, wie mir scheint, ein Übergangsstadium von den kleinen Drüsen zu den großen darstellt und eine Erklärung für die Entwicklung dieser originellen Organe giebt; dieses Gebilde ist auf Fig. 12 *ml* abgebildet. Es stellt zwei kleine dicht an einander gepresste Drüschen dar, die dermaßen an einander gepresst sind, dass ihre Höhlungen und Ausführungsgänge mit einander fast verschmelzen. Diese vereinigten kleinen Drüsen erinnern ungemein an eine große Drüse mit ihrer Scheidewand, die den ganzen Körper der Drüse in zwei Hälften theilt. Die höher gelegenen Kerne der kleinen Drüsen werden bei der Vereinigung zur Seite gedrängt und nehmen genau die Lagerung ein, die dieselben bei den großen Drüsen haben.

Da jede kleine Drüse zwei Kerne enthält, so müssten bei den

großen aus zwei kleinen zusammengesetzten Drüsen vier Kerne vorhanden sein. Ich fand jedoch überall nur zwei Kerne. Es ist möglich, dass die übrigen zwei Kerne bei der Verwachsung der Drüsen dermaßen an die Wand gepresst werden, dass sie auf Schnitten wenig wahrnehmbar sind. Auf diese Weise ist eine große Drüse aller Wahrscheinlichkeit nach das Resultat einer Verwachsung zweier kleiner Drüsen; die Scheidewand, welche den Körper und die Höhle der großen Drüse trennt, stellt den Rest zweier mit einander verschmolzener Hüllen dar.

Sinnesorgane. Außer den oben beschriebenen Drüsen finden sich auf jeder Papille des Rüssels einige Sinnesorgane. Auf Fig. 9 *os* sind zwei derartige Organe dargestellt. An eines von diesen Organen tritt eine dicke markhaltige Nervenfaser heran, welche, nach ihrem Eintritt in das Organ einen kleinen Ast abgiebt (*nsb*), der ein zweites benachbartes Organ innervirt.

Die Untersuchung dieser Organe ist mit großen Schwierigkeiten verknüpft; es müssen Hunderte von Schnitten durchmustert werden um eine richtige Vorstellung vom Bau derselben zu erhalten. Auf einigen Präparaten sind die peripheren Theile besser konservirt, auf den anderen die ventralen. Als Färbemittel benutzte ich Goldchlorid nach Apáthy's Verfahren. Auf Fig. 21 sind zwei Sinnesorgane bei sehr starker Vergrößerung dargestellt.

Jedes dieser Organe hat Birnenform, zum erweiterten Ende desselben tritt eine Nervenfaser, welche einen Kern wahrnehmen lässt, wahrscheinlich ein Kern der Schwann'schen Scheide. In der Nervenfaser verlaufen feine fadenförmige Fibrillen oder Neurofibrillen, die sich in Goldchlorid schwarz färben. Die Neurofibrillen dringen ins Innere des Organs ein und treten an die großen, stark in die Länge ausgezogenen Zellen heran, welche die Hauptmasse des Organs darstellen. Die Zahl dieser Zellen im Organ konnte ich nicht feststellen (Fig. 21 *wz*).

Jede Zelle hat die Form einer stark ausgezogenen Spindel; der obere Theil der Zelle ist erweitert, hier ist der kleine längliche Kern gelagert. Unterhalb des Kerns verengt sich die Zelle in einen dünnen fadenförmigen Fortsatz, der durch das Organ hindurchzieht und sich zur Öffnung begiebt, mit welcher sich das Organ nach außen eröffnet. Die beschriebenen Zellen gleichen sehr den epithelialen Sinneszellen der Blutegel, die Apáthy beschrieben hat. Wie bekannt, hat Apáthy den Eintritt der Neurofibrillen in die Sinneszellen und die Bildung eines zarten Netzes um den Kern beobachtet: »In dieser

Weise wird der Kern in ein zierliches Neurofibrillengitter eng eingeschlossen, indessen ohne dass die Drähte des Gitters mit den Bestandtheilen des Kernes in irgend eine anatomische Verbindung treten würden« (p. 665).

Auch ich habe den Eintritt der Neurofibrille in die spindelförmige Zelle gesehen, konnte jedoch ihr weiteres Schicksal nicht verfolgen, da der ganze Leib der Zelle und der Kern sich zu intensiv in Goldchlorid färben.

Im fadenförmigen Ende der Zelle wird die Neurofibrille wieder sichtbar; hier gelingt es, sie bis an die Außenöffnung des Organs zu verfolgen. APÁTHY beobachtete, dass eine derartige Neurofibrille einer Sinneszelle an der Peripherie des Organs sich in mehrere Äste theilt. Er spricht: »Wir sehen also, dass in den geschilderten Fällen bloß ein kleiner Theil der zu einer stärkeren Primitivfibrille vereinigt eingetretenen und das perinucleare Neurofibrillengitter bildenden leitenden Elementarfibrillen in der Sinneszelle bleibt; der weitaus größte Theil tritt aus der Sinneszelle heraus und erscheint in Form von sich verzweigenden Neurofibrillen zwischen den Epithelzellen, wo er wahrscheinlich an der Bildung eines intraepithelialen Neurofibrillengitters Theil nimmt.«

Es ist mir nicht gelungen, auf meinen Präparaten etwas Derartiges wahrzunehmen. Außer den spindelförmigen Zellen enthält das Sinnesorgan auch andere Zellen, die im erweiterten Theil des Organs an der Eintrittsstelle der Nervenfaser gelegen sind; ihr Kern ist größer und runder; ihr Plasma wird bei den von mir angewandten Fixirungsverfahren dermaßen schlecht erhalten, dass ich nicht bestimmen konnte, ob sie Ganglienzellen oder sog. Stützzellen vorstellen.

3) Die Drüsen und Sinnesorgane der Körperwände. Bei der Betrachtung eines Stückes der gefärbten und in Glycerin aufgehellten Haut von Sipunculus nudus unter dem Mikroskop kann man sich leicht davon überzeugen, dass die Mehrzahl der Drüsen und Sinnesorgane in Längsreihen angeordnet sind zu Seiten breiter Längskanäle, welche in der Körperwand unterhalb der Cuticula verlaufen. Auf Fig. 3 ist ein Querschnitt durch die Körperwand dargestellt; aus derselben ist klar ersichtlich, dass die Mehrzahl der Drüsen an den Seiten der Hautkanäle angeordnet ist. Eine kleine Gruppe von Drüsen ist außerdem häufig an der Berührungsstelle des Hautkanals mit der Cuticula zu erkennen, sie bildet daselbst eine kleine Vorwölbung in die Höhle des Kanals (Fig. 3 *f*).

Wie für den Rüssel die zweizelligen Drüsen, so stellen für die Leibeswände die mehrzelligen Drüsen die am meisten charakteristischen Gebilde dar. Es lässt sich jedoch nicht behaupten, dass eine derartige Vertheilung der Drüsen im Körper von Sipunculus die allgemeine Regel darstellt. So wie im Rüssel zwischen der Menge zweizelliger Drüsen bisweilen mehrzellige angetroffen werden, so werden auch in der Körperwand zweizellige Drüsen gefunden. Besonders zahlreich sind sie um die Analöffnung angeordnet.

Die vielzelligen Drüsen unterscheiden sich dermaßen in ihrem Bau von den zweizelligen, dass eine Verwechslung dieser beiden Gebilde selbst bei einer oberflächlichen Beobachtung unmöglich erscheint. Oben habe ich jedoch die Meinung von Vogt und Yung angeführt, die behaupten, dass alle Drüsen von Sipunculus einander gleich seien und dass alle beobachteten Unterschiede in allmählichen Veränderungen des Drüseninhaltes beständen. Wenn die sichtbaren Unterschiede der Drüsen in der That Modifikationen einer und derselben Drüse darstellten, so müssten in allen Körperabschnitten von Sipunculus dieselben Drüsen gefunden werden. In Wirklichkeit ist es jedoch nicht der Fall.

In Fig. 11 sind vielzellige Drüsen bei starker Vergrößerung dargestellt.

Die Drüse hat das Aussehen einer großen Kugel; an der Berührungsstelle derselben mit der Cuticula ist ein kleiner Ausführungsgang vorhanden, vermittels dessen die Drüse sich nach außen eröffnet. Der Inhalt der Kugel besteht aus mehreren ausgezogenen Zellen, deren Zahl sehr verschieden ist und von der Größe der Drüse abhängt; einige Drüsen enthalten drei, andere fünf, sechs bis zehn und mehr Zellen. Eine jede Zelle ist nach dem Umfang der Kugel gebogen und hat das Aussehen eines großen Komma; das innere, zur Muskelschicht gerichtete Ende ist stets erweitert und abgerundet, das periphere Ende verengt sich allmählich zum Ausführungsgange hin.

Der Zellinhalt besteht aus großen abgerundeten Körnern, die sich gut in Pikrinsäure und Mucinkarmin färben. Der recht große Kern ist stets in dem peripheren Ende der Zelle gelagert, nicht weit vom Ausführungsgang (Fig. 11 *k*). Es bleibt noch hinzuzufügen, dass der Zellinhalt seiner Struktur nach sich bisweilen in zwei Abschnitte sondert: das erweiterte Ende der Zelle bis zum Kern besteht aus großen Körnern, der periphere enge Theil weist eine feine Körnelung auf; der Kern erscheint auf der Grenze beider Abschnitte gelagert; eine derartige Struktur weist die Mehrzahl der Zellen der vielzelligen

Drüsen auf; in den Zwischenräumen zwischen denselben sind andere Zellen gelagert, die den ganzen Zwischenraum ausfüllen und gleichsam eine Hülle um die Drüsenzellen bilden. Diese Zellen unterscheiden sich von den letzteren durch den Mangel der oben erwähnten Körnelung im Plasma, so wie durch den bedeutend kleineren Kern (*kn*). Das Verhalten dieser Zellen zu einander ist besonders deutlich auf Querschnitten durch die Drüsen zu erkennen. In Fig. 13 *a* ist ein Querschnitt durch eine Drüse dargestellt, die nur aus drei Zellen besteht, auf Fig. 13 *b* durch eine Drüse, die aus mehr Zellen zusammengesetzt ist. Eine vielzellige Drüse erscheint in Form eines großen kugeligen Gebildes, welches durch mehrere Scheidewände in einzelne Nester, die ihrerseits körnige Drüsenzellen enthalten, getheilt wird.

Auf vielen Präparaten ist es mir gelungen, den direkten Zusammenhang der vielzelligen Drüsen mit dem Nervensystem festzustellen; besonders deutlich tritt dieser Zusammenhang auf Fig. 18 *mgl*, Taf. XVIII, hervor; es dringen Neurofibrillen ins Innere der Drüse ein, deren weiteren Verlauf ich jedoch nicht habe verfolgen können, da die Drüsenzellen sich zu intensiv färben.

Anfangs war ich der Meinung, dass die vielzelligen Drüsen eine Vereinigung eines Sinnesorgans mit einer Drüse darstellten, nachher änderte ich jedoch meine Ansicht, da es mir nicht gelang in den Drüsen irgend welche Sinneszellen zu finden. Es ist möglich, dass die Nervenfasern bloß der Innervation der Drüse dienen.

Sinnesorgane. Die Beziehungen der Sinnesorgane zu den vielzelligen Drüsen ist aus Fig. 18 ersichtlich, auf welcher auch die relative Größe aller Hautorgane zu ersehen ist. Neben einer ungeheuer großen vielzelligen Drüse liegt seitwärts ein kleines Sinnesorgan; dasselbe ist dermaßen klein, dass es leicht übersehen wird, besonders wenn bei der Kontraktion der Leibeswände alle Hautorgane an einander gerückt werden; in solchen Fällen ist es schwer ein Sinnesorgan von gewöhnlichen Hypodermiszellen zu unterscheiden. In Folge dieses Umstandes beschreibt ANDREAE (1) dieses Organ als ein becherförmiges Gebilde aus Hypodermiszellen.

Seinem Bau nach erinnert das Sinnesorgan an dieselben Organe des Rüssels, wie sie oben beschrieben worden sind; es hat die gleiche Birnenform und ist aus spindelförmigen Zellen zusammengesetzt.

4) Drüsen und Sinnesorgane des Schwanzendes. Das Schwanzende des Sipunculus zeichnet sich durch die ungewöhnliche

Dicke seiner Cuticula aus, die vier- bis fünfmal dicker ist als auf dem Körper und auf dem Rüssel; das Schwanzende zeichnet sich außerdem durch die Struktur und die Vertheilung der Sinnesorgane und Drüsen aus, deren Zahl bedeutend geringer ist als im Rüssel und in der Körperwand (Fig. 6, Taf. XVII).

Die Drüsen des Schwanzes sind kleiner als die vielzelligen Drüsen des Körpers, sie erscheinen von getrennter Form, ihr peripheres Ende ist in eine lange schmale Röhre ausgezogen, welche die Cuticula durchbohrt und als Ausführungsgang dient; dieselbe ist an der Basis der Drüse breiter und verengt sich zur Peripherie hin; die Wände der Röhre weisen ein streifiges Aussehen auf, wahrscheinlich bedingt durch die Schichtung der Cuticula. Fig. 4 *du*, Taf. XVII, stellt einige Drüsen des Schwanzes dar, die sich alle mehr oder weniger durch ihre Struktur von einander unterscheiden. Der Inhalt einer auf Fig. 7 dargestellten Drüse besteht aus einer Menge größerer und kleinerer in Farbstoffen sich gut färbender Körner, zwischen denselben fand ich mehrere Kerne. Einzelne, gut abgegrenzte Zellen, wie in den vielzelligen Drüsen des Rumpfes, habe ich nicht wahrnehmen können; oberhalb des Ausführungsganges ist eine kleine Höhle gelegen, die ich jedoch nur in seltenen Fällen finden konnte.

In anderen Drüsen des Schwanzes konnte ich mehrere einzelne Zellen unterscheiden, wie solche auf Fig. 4 und 8 dargestellt sind. Ihrer Struktur nach erinnern diese Zellen an die oben beschriebenen Drüsenzellen vielzelliger Drüsen, ihre Lagerung ist bloß eine andere; sie sind nicht der ganzen Drüse entlang, sondern in zwei Schichten angeordnet. Wie in den vielzelligen Drüsen des Rumpfes, so lassen sich auch hier zwei Arten von Kernen unterscheiden; die einen sind in den körnigen Zellen gelagert, die anderen in den Zwischenräumen zwischen diesen oder auf den die Drüsenzellen bedeckenden Hüllen.

Die Sinnesorgane passen sich der dicken Cuticula an und verändern etwas ihre Gestalt, sie erscheinen enger und länger, erhalten Spindelform. Fig. 4 stellt ein derartiges Sinnesorgan dar. Der Struktur nach unterscheiden sie sich durchaus nicht von den Sinnesorganen des Rüssels und des Rumpfes; die spindelförmigen Zellen erscheinen nur dichter an einander gelagert. Interessant ist die Beziehung dieser Organe zu den Drüsen. Während in der Körperwand das direkte Eindringen einer Nervenfaser in die vielzellige Drüse konstatirt werden konnte, dringt in dem Schwanztheil die Nervenfaser in der Mehrzahl der Fälle bloß in die Sinnesorgane ein, von denselben gehen alsdann ein oder zwei kleine Zweige zu den

nahegelegenen Drüsen. In Fig. 36, Taf. XIX, ist der Eintritt der Nervenfaser in ein Sinnesorgan und die Innervation der Drüsen dargestellt. Die in Fig. 36 dargestellten Präparate waren nach der Vergoldungsmethode von Ranvier angefertigt worden.

Cutis.

Zwischen der Schicht der Hypodermiszellen mit einer großen Anzahl von Drüsen und Sinnesorganen und den Ringmuskeln ist in der Haut von Sipunculus eine beträchtlich dicke Schicht bindegewebigen Charakters vorhanden; dieselbe ist in allen Körpertheilen gleichmäßig entwickelt, eine besondere Dicke erreicht sie im Schwanzende, woselbst sie mehrere Male dicker ist als im Rüssel und in den Körperwänden (Fig. 6, Taf. XVII). Charakteristisch für diese Schicht ist die große Anzahl feinster Fibrillen, welche dieselbe in radiärer Richtung durchziehen; diese Fibrillen verdanken ihre Entstehung den überall in diesem Gewebe zerstreuten Bindegewebszellen. Die Fibrillen ziehen von den Ringmuskeln zur Peripherie und dringen zwischen den Hypodermiszellen bis fast zur Cuticula vor. Vogt und Yung schrieben aus diesem Anlass: »Cette combinaison des cellules hypodermiques avec des filaments pénétrant dans la masse gelatineuse conjonctive a encore une autre consequence. Lorsque la cuticule est fortement courbée, comme dans les verrues de la coupole terminale ou de la trompe, et lorsque en même temps les glandes sans-cutanées sont serrées les unes contre les autres les cellules de la couche sous-cuticulaire s'allongent, deviennent presque coniques et constituent à la fin avec leurs filaments multiples, parsemés de noyaux nombreux, des faisceaux que l'on a decrits, suivant nous bien à tort, comme des organes nerveux particuliers.«

Eine Verwechslung der Bindegewebsfibrillen mit Nerven ist unmöglich. Die Nervenfasern von Sipunculus zeichnen sich durch ihre ungewöhnliche Dicke aus und verlaufen nicht nur radiär wie die Bindegewebsfibrillen, sondern bisweilen auch senkrecht zu denselben. Die Beziehungen der Nervenfasern zu den Bindegewebsfibrillen sind deutlich auf Fig. 18, Taf. XVIII zu sehen.

Außer Nerven sind in der Bindegewebsschicht der Haut des Sipunculus stets eine große Zahl Leukocyten und Pigmentzellen anzutreffen.

Die Pigmentzellen verleihen der Haut des Sipunculus und vielen Organen eine gelbbraune Farbe, die abhängig von der Ernährung wechseln kann. Exemplare von Sipunculus, welche in ein mit

reinem Wasser ohne Sand gefülltes Aquarium gebracht worden sind, fangen nach einigen Tagen an abzublassen, während die Zahl der Pigmentzellen rasch abzunehmen beginnt.

Die Pigmentzellen werden nicht nur in der Cutis angetroffen, sondern auch in allen Geweben mit Ausnahme der Muskeln; man beobachtet sie häufig innerhalb des Gehirns, der Nervenstämme und der Darmwände. Sehr häufig habe ich den Übertritt dieser Zellen in das Flimmerepithel der Tentakel und des Darmes beobachtet. Ein derartiger Übertritt ist auf Fig. 34, Taf. XIX dargestellt. In diesen Fällen ist ein Theil der Epithelzellen zerstört und von großen dunkelbraunen Zellen besetzt.

Die Größe dieser Zellen ist sehr verschieden: neben Pigmentzellen von der Größe gewöhnlicher Leukocyten sind solche um das 10- bis 20fache größere anzutreffen.

Ihre Farbe ist gelbbraun; sie rührt von einer großen Zahl großer und kleiner Körner her, welche die Zelle ausfüllen. Ihrer Form nach erinnern sie an Amöben oder vielmehr Plasmodien. Auf ihre Lokomotionsfähigkeit weist nicht nur ihre Form hin, sondern auch der Durchtritt durch das Epithel. In vielen Fällen habe ich beobachtet, dass ein Theil der Pigmentzelle bereits in das Epithel übergetreten war, während der übrige Theil noch im Bindegewebe unterhalb des Epithels sich befand. Der Inhalt der Pigmentzellen besteht aus Körnern von gelbbrauner Farbe, neben diesen sind nicht selten große Vacuolen anzutreffen. Die Zahl der Kerne ist unbestimmt: es finden sich Zellen mit zwei, drei bis zehn Kernen. Irgend welche Grenzen einzelner Zellen habe ich nicht unterscheiden können.

Ich kann mich nicht mit der Ansicht Andreae's einverstanden erklären, welcher berichtet: »... zeigte sich im Innern der Ballen ein bindegewebiges Gerüst, gebildet aus einer großen Anzahl dünner Fasern, welche von der umgebenden Tunica propria ihren Ursprung nehmend, den Innenraum nach allen Richtungen durchkreuzen und dadurch eine Menge einzelner Maschen erzeugen. In diesen Maschen nun schienen die kleinen dunkeln Pigmentkörner eingelagert zu sein.«

Welche Bedeutung kommt nun diesen den Ort wechselnden Pigmentzellen zu? Sind es Elemente des Organismus selber, d. h. Zellen, die die Nahrungsmittel aufbewahren, oder aber parasitirende Organismen? Gegen die erstere Annahme spricht ihr Durchtritt durch das Flimmerepithel nach außen. Würden sie in der That Nahrungsmaterial aufsammeln, so wäre ihr Austritt aus dem Organismus unverständlich. Dagegen spricht auch der Umstand, dass ihre Anwesen-

heit in den verschiedenen Geweben, in den Epithelien oder im Nervensystem mit einer Vernichtung der benachbarten Zellen verbunden ist. Es bleibt auf diese Weise nur die Vermuthung, dass wir es hier mit einer Amöbe oder einem Plasmodium zu thun haben, welche in verschiedenen Organen von Sipunculus parasitirt.

Wenn sich das Thier gut nährt, vermehrt sich der Parasit und füllt alle Gewebe an, wenn das Thier jedoch in Gefangenschaft geräth und hungert, verlassen dasselbe die parasitirenden Zellen durch die Wände der Tentakel und des Darmes, das Resultat davon ist eine Entfärbung der Gewebe; zu Gunsten der Annahme eines Parasiten spricht auch der Umstand, dass die Pigmentzellen durchaus keine beständigen Gebilde im Körper des Sipunculus darstellen. Ich habe nicht selten Thiere untersucht, in denen ich durchaus keine Pigmentzellen habe finden können.

Leukocyten. Außer Pigmentzellen trifft man zwischen den Bindegewebsfibrillen freie Zellen zweierlei Art an: erstens kleine Leukocyten mit feinkörnigem Plasma, die sich gut in Pikrinsäure färben; sie sind sehr klein und haben die Form kleiner Amöben; zweitens runde Zellen, zwei- bis dreimal größer als die obenerwähnten Leukocyten; dieselben enthalten stets in ihrem Plasma Körner verschiedener Größe.

Bei Injektionen von Ammoniakkarmin in die Leibeshöhle eines lebenden Sipunculus fand ich nicht selten die Farbe in kleinen Vacuolen dieser Zellen, wie es die Fig. 18 *al*, Taf. XVIII, darstellt.

Die Hautkanäle stellen lange breite Kanäle dar, die längs dem ganzen Körper vom Rüssel bis zum Schwanzende ziehen. Mit einer Seite berühren sie die Cuticula mit ihren Hypodermiszellen, von allen anderen Seiten sind sie von dem Bindegewebe der Cutis umgeben. Diese Kanäle haben keine besonderen Wandungen mit Ausnahme eines flachen Epithels, das sie auskleidet, eben so wie die ganze Leibeshöhle von Sipunculus. Alle Kanäle kommuniciren mit einander sowie mit der Leibeshöhle vermittels kleiner Querkanäle. In den Kanälen sind dieselben Blutelemente wie in der Leibeshöhle: rothe und weiße Blutkörperchen und Geschlechtszellen.

Fig. 3 *v*, Taf. XVII, stellt einen Querschnitt durch die Leibeswand dar; auf ihr ist die Lagerung der Hautkanäle und ihre Beziehungen zu anderen Organen ersichtlich. Die Hautkanäle sind stets in den Zwischenräumen zwischen den großen Längsmuskelbündeln gelagert, daraus ergiebt sich, dass ihre Zahl der Zahl der Längsmuskelbündel entspricht.

Im Schwanze ändert sich die Lagerung der Hautkanäle, sie werden enger und verlaufen nicht an der Cuticula, sondern an den Ringmuskeln, wie es die Fig. 6 *v*, Taf. XVII, zeigt.

Muskeln.

Die Innenseite der Leibeswände von Sipunculus ist von einer dicken Muskellage bedeckt, die aus Ring-, Schräg- und Längsmuskeln besteht.

Auf die Cutis folgen Ringmuskeln; dieselben stellen dicke breite Bündel dar, welche nicht in einer kontinuirlichen Lage angeordnet sind, sondern in Abständen von ungefähr 1 mm; auf diese folgen Bündel von Schrägmuskeln. Über den schrägen Muskeln sind dicke, starke Bündel von Längsmuskeln angeordnet, die ebenfalls von einander durch kleine Zwischenräume getrennt sind; in der Mitte des Rumpfes sind gewöhnlich 32 derartiger Bündel.

Ein jedes Bündel erstreckt sich längs des ganzen Körpers vom Rüssel bis zum Schwanze hin. Im Rüssel und im Schwanze vereinigen sich alle Bündel und bilden eine kompakte Lage.

Auf Querschnitten erscheinen die Längsbündel in Form großer Erhebungen, die sich weit in die Leibeshöhle hinein erstrecken (s. Fig. 3 *pm*, Taf. XVII).

Die Tentakeln haben dessgleichen eine Schicht Muskelfasern, die an der Basis derselben einen dicken Muskelring bilden; derselbe ist auf Fig. 48 *co*, Taf. XXI, dargestellt. Von diesem Ringe entspringen vier große, dicke Retraktoren, die zum Einziehen der Tentakel und des Rüssels in den Körper bestimmt sind (s. Fig. 1 *mr*).

Mit ihren unteren Enden setzen sich die Retraktoren an die Leibeswand um Einiges unterhalb des Rüssels an. Die Länge eines jeden Retraktors hängt von der Größe des Thieres ab. Bei großen Exemplaren erreicht derselbe eine Länge von 5–6 cm. Die Retraktoren setzen sich in ihrem ganzen Verlauf vermittels einer dünnen durchsichtigen Membran an den Schlund an.

Alle Muskeln von Sipunculus bestehen aus glatten Muskelzellen, wovon man sich bei der Maceration überzeugen kann. Jede Zelle erscheint in Form einer sehr langen Faser, die sich zu den Enden hin allmählich verjüngt, in der Mitte hat jede Zelle eine kleine Erweiterung für den Kern; im Darm und in den Körperwänden färben sich derartige Zellen leicht in Methylenblau.

Bei Injektionen von Methylenblau in die Leibeshöhle färbt sich

ein Netz von Muskelfasern, sowohl Ringfasern als auch Längsfasern (s. Fig. 25, Taf. XIX).

Die Tentakel.

Die Tentakel sind in Form eines Trichters um die Mundöffnung angeordnet; der Rand des Trichters ist in mehrere große Lappen getheilt. Auf Fig. 44, Taf. XX, ist ein Längsschnitt durch die Tentakel, die Mundöffnung mit dem Schlunde, die Gefäße und das Gehirn abgebildet; sehr deutlich treten auf derselben die Beziehungen dieser Theile zu einander hervor. Die Tentakel enthalten eine große spaltförmige Höhle, die in unmittelbarer Kommunikation mit den Gefäßen (*v*) steht; die Höhle ist von Querbrücken-Fasern (*l*) durchzogen; innerhalb derselben sind stets Blutelemente zu finden. Bei der Beobachtung der Tentakel des lebenden Sipunculus lässt sich in ihnen leicht die Blutcirkulation wahrnehmen.

Die Innenseite der Tentakel ist von großen, mit Wimpern versehenen Epithelzellen bekleidet; dieselben sind auf Fig. 10, Taf. XVII, dargestellt.

Die Zellen verschmelzen mit ihren peripheren Enden, während ihre inneren Enden sich verjüngen und durch kleine Zwischenräume von einander getrennt werden; in diesen Zwischenräumen sind zuweilen Kerne anderer Zellen wahrnehmbar.

Ungefähr in der Mitte einer jeden Flimmerzelle befindet sich ein großer ovaler Kern.

Bei der Behandlung mit Gold und Ameisensäure nach Apáthy's Verfahren tritt in jeder Zelle eine schwarze Fibrille hervor; dieselbe gleicht vollkommen derjenigen, welche ich in den Flimmerzellen der oben beschriebenen Sinnesorgane beobachtet habe. Das periphere Ende der Fibrille spaltet sich in eine große Anzahl noch feinerer Fibrillen, welche ihrerseits in kleinen Verdickungen zwischen den Flimmern endigen; das andere Ende der Fibrille zieht zur Basis der Zelle. Es gelang mir lange Zeit nicht, die Verbindung dieser feinen Nervenfibrillen mit dem Nervensystem zu finden. Es schien, als endigte jede Fibrille an der Basis der Zelle; in seltenen Fällen erstreckte sich dieselbe in das unter dem Epithel gelegene Bindegewebe. Vor Kurzem endlich beobachtete ich auf ziemlich dicken Schnitten durch die Tentakel ein Bild, welches auf Fig. 32, Taf. XIX, dargestellt ist. Im Bindegewebe verläuft eine Nervenfaser, welche an die Basis der Epithelzellen herantritt, und in einige Äste zerfällt. Diese

Äste nun stehen in unmittelbarer Verbindung mit den Neurofibrillen des Flimmerepithels.

Unterhalb des Epithels findet sich eine beträchtlich dicke bindegewebige Schicht mit eingelagerten Bündeln von Muskelfasern zur Kontraktion der Tentakel. In der Mehrzahl der Fälle sind im Bindegewebe eine große Zahl großer, ovaler Zellen anzutreffen, die bisweilen in dermaßen großen Mengen vorhanden sind, dass das unter dem Epithel gelegene Gewebe von ihnen vollkommen eingenommen erscheint. Jede Zelle hat eine regelmäßige ovale Gestalt, enthält im Centrum einen Kern, das feinkörnige Protoplasma färbt sich gut in Eosin; während alle Gewebe durch das Eosin blassrosa gefärbt werden, erscheinen diese Zellen vollkommen roth. In dieser Eigenschaft erinnern sie an die eosinophilen Zellen (Fig. 10 *Bz*, Taf. XVII).

Derartige Zellen beobachtete ich nicht selten in den Wandungen des Darmes; aller Wahrscheinlichkeit nach besitzen sie Lokomotionsfähigkeit und gehören zu den sog. Wanderzellen. Einmal beobachtete ich den Durchtritt einer derartigen Zelle durch das Endothel; niemals habe ich sie jedoch zwischen den Zellen des Außenepithels gesehen.

Auf der Rückenseite der Tentakel findet sich eine kleine, kaum wahrnehmbare Öffnung, die in einen engen Kanal (Fig. 44 *K*, Taf. XX) — den Kanal des Sinnesorgans — führt.

Der Kanal endigt blind am Gehirn; daselbst ist ein besonderes Sinnesorgan gelegen, welches ich im Kapitel vom Bau des Nervensystems beschreiben werde. Auf dem Querschnitt hat der Kanal das Aussehen einer engen Spalte, an derem Rande zwei kleine Höcker hervortreten (*oh*), in denselben verlaufen die Nervenstämme (s. Fig. 48).

Die Wände des Kanals sind von einer Schicht kleiner Epithelzellen bedeckt. Zwischen den Epithelzellen fand ich stets in großer Zahl die großen, gelben, vielkernigen Zellen, die ich oben beschrieben habe. Auf jedem Schnitt werden gewöhnlich fünf bis zehn derartige Zellen angetroffen. In den Fällen, wenn in den anderen Geweben ihre Zahl gering ist, sind sie hier stets in großen Mengen vorhanden.

Gefäße.

Die Höhle der Tentakel steht in Kommunikation mit zwei großen, breiten Gefäßen, die den Tentakeln von der Bauch- und der Rückenseite angelagert sind. Die Gefäße stellen zwei weite Röhren dar mit durchsichtigen Wandungen; sie ziehen längs der Därme von den Tentakeln bis zur Basis der Retraktoren. Hier endigen sie blind;

ihre Länge beträgt bei großen 20—25 cm langen Exemplaren 5—6 cm, d. h. beträgt ungefähr ein Viertel der Länge des ganzen Körpers. Besonders breit ist das blinde Ende, nämlich bis 3—4 mm.

Die Kommunikation der Gefäße mit dem Hohlraum der Tentakel lässt sich leicht durch Injektion nachweisen; bei Injektion einer Färbesubstanz in das Gefäß dringt die Farbe in die Tentakel, wobei man sich leicht davon überzeugen kann, dass die Gefäße sich zunächst in einen Sinus oder Hohlraum eröffnen, der die Mundöffnung von allen Seiten umgiebt und seinerseits mit den Tentakeln in Verbindung steht. Fig. 48 *sv*, Taf. XXI, stellt einen Querschnitt durch die Mundöffnung und den dieselbe umgebenden Sinus dar. Die Wandungen der Mundöffnung befinden sich jedoch nicht in der Mitte des Sinus, sondern sind der Bauchseite des Muskelringes angelagert. In dieser Lage wird er durch fünf oder sechs Querbalken (*p*) fixirt, die einerseits sich an die Wandungen der Mundöffnung ansetzen, andererseits an den Muskelring; letzterer bildet die Basis der Tentakel und gleichzeitig den Anfang der Retraktoren. Durch den Mund und die Querbalken wird auf diese Weise der ganze Sinus in mehrere ungleiche Abschnitte getheilt. Der größte von ihnen, der Rückenabschnitt, bildet den Ursprung des Rückengefäßes, die übrigen fünf des Bauchgefäßes. Beide Gefäße sind in ihrem ganzen Verlauf durch eine dünne Membran an den Darm befestigt. Fig. 16, Taf. XVIII, stellt einen Querschnitt dar durch den Schlund und die beiden zu Seiten derselben gelegenen Gefäße. Jedes Gefäß erscheint in Form eines großen, von einer dünnen Wand umgebenen Hohlraumes.

Bei stärkerer Vergrößerung lassen sich in der Wand der Gefäße feine Muskelfasern unterscheiden, so wie eine große Zahl, längs der Innenfläche zerstreuter Flimmerzellen (Fig. 60 *rz*, Taf. XXI). In Folge der Anwesenheit dieser Zellen befindet sich der Inhalt der Gefäße in beständiger Bewegung.

Da die Gefäßwände vollkommen durchsichtig sind, so ist es äußerst leicht und bequem dieselben frisch oder fixirt direkt unter dem Mikroskop zu untersuchen, ohne Schnitte anfertigen zu müssen.

Vor Allem fällt die große Zahl Quer- und Längsmuskelfasern auf. Die Längsfasern sind gewöhnlich dicker als die Querfasern, welche als feine Fäden erscheinen. Sehr gut sind auch die Flimmerzellen zu sehen.

An der Stelle, wo die Gefäße sich mit dem Schlunde verbinden, sind gewöhnlich zwischen den Flimmerzellen eine große Anzahl runder Gebilde wahrnehmbar, die aus dem Niveau der Flimmerzellen heraus-

ragen. Auf diese Gebilde werde ich bei Besprechung der Töpfchen und ihrer Entwicklung näher eingehen.

Den Bau der flachen Epithelzellen, die die Gefäßwandungen auskleiden, kann man gut an mit Silber bearbeiteten Präparaten studiren. Zu dem Zweck wird ein Theil der Gefäßwand 20 Minuten lang in einer 5%igen Salpeterlösung ausgewaschen und darauf für 24 Stunden in eine Silberlösung (1 auf 800) gebracht, zu welcher einige Tropfen Osmiumsäure und Salpetersäure hinzugefügt worden sind. Alsdann werden die Stücke in destillirtem Wasser ausgewaschen und dem Licht ausgesetzt, bis sie sich bräunen. Nach dieser Behandlung treten die Zellgrenzen der Epithelien mit großer Schärfe hervor. Man erhält ein Bild, wie es in Fig 27, Taf. XIX, dargestellt ist.

Zwischen den Epithelzellen zerstreut sind vollkommen runde, um das Mehrfache kleinere Zellen eingelagert (*rz*), welche dessgleichen im Centrum einen, vom Kern der Epithelzellen sich unterscheidenden Kern besitzen. Die runden Zellen lassen außerdem eine Anzahl feiner Punkte erkennen, die augenscheinlich die Spuren der Flimmern darstellen. Die runden Zellen stellen in Folge dessen aller Wahrscheinlichkeit nach die Flimmerzellen dar, welche auf Schnitten deutlich sichtbar sind.

Zwischen den Zellen sind kleine Öffnungen zu erkennen, die in der Mehrzahl der Fälle als dunkle Punkte in Erscheinung treten. Vermittels dieser Öffnungen kommunicirt wahrscheinlich der Hohlraum der Gefäße mit der Leibeshöhle. Nach der Ansicht vieler Autoren, welche sich mit der Anatomie des Sipunculus beschäftigt haben, kommuniciren die Gefäße durchaus nicht mit der Leibeshöhle. In der That sind weder auf Schnitten irgend welche Öffnungen wahrnehmbar noch bei Betrachtung der Leibeswände in frischem oder fixirtem Zustande. Bei Farbstoffinjektionen in die Leibeshöhle des lebenden Sipunculus dringt die Farbe nicht in das Gefäß. Neben diesen gegen die Möglichkeit eines Vorhandenseins irgend welcher Kommunikation der Gefäße mit der Leibeshöle sprechenden Beobachtungen lassen sich auch solche anführen, die zu Gunsten einer Kommunikation sprechen: in der Leibeshöhle sind in der That dieselben Elemente, wie in den Gefäßen, anzutreffen. Es ist schwer anzunehmen, dass im Gefäßsystem sich dieselben Formelemente bildeten, welche in der Leibeshöhle zu finden sind, und dass es seine besonderen blutbildenden Organe besäße.

Bei physiologischen Injektionen der Leibeshöhle mit Methylen-

blau und Neutralroth, die die Vacuolen der rothen Blutkörperchen entsprechend färben, fand ich rothe Blutkörperchen mit gefärbten Vacuolen nicht nur in der Leibeshöhle, sondern auch in den Gefäßen. Es ist klar, dass die Blutkörperchen aus der Leibeshöhle ins Gefäß hindurchgetreten sind.

Wie ich oben erwähnt habe, so finden sich in den Gefäßen eben solche Blutkörperchen, wie in der Leibeshöhle. In Betreff dieses Umstandes widersprechen sich die Angaben der Autoren: die Einen berichten, dass die, in den Gefäßen wahrnehmbaren Blutkörperchen größer sind als die in der Leibeshöhle, die Anderen behaupten, dass sie gleich groß sind, wieder Andere finden, dass sie kleiner sind und jüngere Stadien darstellen. So schreibt CUENOT: »Les hématies de l'appareil vasculaire offrent par rapport aux hématies de la cavité générale des caractères de jeunesse, qui forcent absolument à considerer ledit apparail comme une glande lymphatique.«

Die Größe der Blutkörperchen, sowohl in der Leibeshöhle als auch in den Gefäßen, variirt dermaßen stark, dass man, meiner Ansicht nach, unmöglich den Unterschied nur auf der Größe basiren kann. Was jedoch die anderen Eigenschaften, wie den Bau des Plasmas, den Kern, die Form anbetrifft, so sind diese vollkommen dieselben sowohl in den Blutkörperchen der Leibeshöhle als auch der Gefäße.

Es bleibt mir noch übrig besonderer Drüsen zu erwähnen, die ich stets in der Wand eines der Gefäße fand. Die Drüse ist deutlich bei makroskopischer Betrachtung sichtbar, und bildet eine dunkelbraune Verdickung am blinden Ende des Gefäßes. Ihre Größe ist sehr unbeständig: bei einigen Exemplaren erreicht sie in der Länge 5—10 mm und 1–2 mm in der Breite, bei anderen ist sie bedeutend kleiner. Auf Querschnitten erscheint sie in Form einer mehr oder weniger breiten Verdickung der Gefäßwand (Fig. 16 *ly*, Taf. XVIII). Von der Leibeshöhle und dem Gefäßinhalt ist sie durch eine dünne Membran getrennt (Fig. 31, Taf. XIX).

Im Inneren der Drüse ist sehr häufig ein Netz von Fibrillen und Scheidewänden wahrnehmbar, welche dieselbe in einzelne Kammern theilen. Dieses Netz ist jedoch nicht immer auf Schnitten zu sehen, in welchem Fall der Inhalt der Drüse aus einer kompakten Masse verschiedener Zellen zusammengesetzt erscheint. Ich habe drei Arten von Zellen beobachtet: erstens Zellen, welche die Hauptmasse der Drüse darstellen, von geringer Größe sind, an Leukocyten erinnern, einen Kern und geringe Menge Protoplasma enthalten, zweitens,

Zellen mit reichlichem Protoplasma, welche rothen Blutkörperchen ähneln und endlich drittens Pigmentzellen, die den Drüsen eine gelbbraune Farbe verleihen.

Ein Ausführungsgang ist nicht vorhanden.

Die Drüsenthätigkeit verläuft aller Wahrscheinlichkeit nach folgendermaßen: wenn die die Drüse ausfüllenden Zellen die bestimmte Größe und Reife erreicht haben, zerreißt die Membran und der Drüseninhalt entleert sich entweder in die Leibeshöhle oder in das Gefäß in Gestalt eines großen Klumpens. Derartige Zellklumpen von gelbbrauner Farbe fand ich nicht selten innerhalb der Gefäße; ganz kurz erwähnen dieselben einige Autoren.

Diese Drüse stellt aller Wahrscheinlichkeit nach ein blutbildendes Organ dar. Es bleibt nun noch übrig, die Frage zu lösen, welche Bedeutung den mit den Tentakeln verbundenen Gefäßen zukommt, ob sie der Vorstellung entsprechen, welche wir uns vom Gefäßsystem anderer Thiere machen? Unter dem Gefäßsystem verstehen wir ein Kanalsystem, welches das Blut zu allen Körpertheilen leitet und in direkter Beziehung zur Athmung steht. Wie verhält es sich nun bei Sipunculus? Das ganze Gefäßsystem von Sipunculus besteht aus zwei nicht großen Gefäßen, die keine Beziehungen zu anderen Organen mit Ausnahme der Tentakel besitzen. Die Tentakel selber haben zu dicke Wandungen, als dass hier ein Gasaustausch stattfinden könnte mit der Außenwelt. Würden außerdem die Tentakel in der That Athmungsorgane darstellen, so würde wohl Sipunculus kaum im Stande sein, stundenlang mit eingezogenem Rüssel und verborgenen Tentakeln zu verharren, wie es häufig der Fall ist.

Dem Begriff von Gefäßen kommen die oben beschriebenen Hautkanäle viel näher; sie verlaufen in der Körperwand und sind von der Außenwelt nur durch eine dünne Schicht von Hypodermiszellen und Cuticula getrennt, durch welche leicht ein Gasaustausch stattfinden kann.

Aller Wahrscheinlichkeit nach dienen die Tentakel zum Erfassen der Speise und als Sinnesorgane, die zwei Gefäße mit ihrer starken Muskulatur dienen zur Erektion der Tentakel.

Betreffs der Bedeutung des Gefäßsystems und der Tentakel des Sipunculus wurden von jeher verschiedene Ansichten angegeben; die Einen halten dasselbe für ein echtes Gefäßsystem, das in Beziehung zur Athmung steht und die Tentakel für Kiemen. Andere halten die Tentakel für Greiforgane und Sinnesorgane und vergleichen das Gefäßsystem mit dem Wassersystem von Synapta; Cuenot endlich

hält die beiden Gefäße von Sipunculus für lymphatische Organe: »La glande lymphatique et ses annexes forment ce qu'on appelle communement l'appareil vasculaire« (p. 606).

Aller Wahrscheinlichkeit nach können diese Organe bei verschiedenen Sipunculiden eine verschiedene Bedeutung haben. Ward schreibt in Betreff dieses: »The probable lack of respiratory function in the vascular system cannot be extended to all Sipunculids. In this connection it is of great interest to notice that various species are provided (Selenka, p. XIX) rith several or many branched lateral appendages attached to the blind sac. Such organs are found in Phascolosoma Semperi, P. maniceps, Phymosoma asser, Dendrostoma signifer et al. All of these forms possess, according to the same author, long thin filamentous tentacles. This peculiarity suggests at once the probability of a respiratory nature for the tentacles; and its occurrence in single species of various genera would indicate that it is a secondarily acquired function« (p. 163).

Der Darmkanal.

Wird ein Thier längs des ganzen Körpers aufgeschnitten und die Wände mit Hilfe von Nadeln zur Seite gezogen, so fällt vor Allem der große Darmkanal auf. Von der Mundöffnung bis zur Basis der Retraktoren wird der Darm von zwei Gefäßen begleitet; hierselbst ist er vermittels dünner Membranen an die Retraktoren angeheftet; unterhalb derselben bildet der Darm eine Spirale, die sich bis zum Schwanzende herabsenkt. Auf seinem ganzen Verlauf befestigt er sich an die Leibeswand mit Hilfe feiner, durchsichtiger Fäden, die erst beim Abziehen des Darmes von der Leibeswand sichtbar werden. Um sich mit allen Feinheiten des Baues desselben bekannt zu machen, ist es erforderlich den Darm von der Leibeswand abzulösen und die Spirale zu entrollen. Ein derartig entrollter Darm ist auf Fig. 2, Taf. XVII dargestellt. Aus derselben ist ersichtlich, dass in der Mitte des Körpers die Spirale von vier, mit einander verschlungenen, Darmabschnitten gebildet wird, im unteren Theil dagegen aus zwei. Die Länge des Darmes beträgt das Doppelte der Körperlänge. Bei einem frisch gefangenen Sipunculus ist der Darm stets mit einer Menge Sand angefüllt. Wird der Sipunculus jedoch einige Tage in einem reinen Aquarium gelassen, so entleert sich der Darm rasch und wird dadurch tauglich zur Untersuchung.

In seinem ganzen Verlauf vom Munde bis zur Afteröffnung hat der Darm denselben Bau, in Folge dessen es schwer ist einzelne

Abschnitte zu unterscheiden. Nach genauerer Untersuchung, hauptsächlich jedoch auf Grundlage des Studiums von Querschnitten, kann man am Darm vier Abschnitte unterscheiden: erstens den Schlund, d. h. den vorderen Abschnitt des Darmes vom Munde bis zur Basis der Retraktoren; auf diesem Abschnitt wird er von den Gefäßen begleitet; zweitens den Mitteldarm, von der Basis der Retraktoren bis zum Blindfortsatz, der ungefähr 2 cm unterhalb der Afteröffnung gelegen ist; drittens den Hinterdarm, vom Blindfortsatz bis zu den Analdrüsen und endlich viertens das Rectum, von den Analdrüsen bis zu der Afteröffnung.

Andrews unterscheidet bei Sipunculus Gouldii sechs Darmabschnitte: 1) Pharynx, 2) Ösophagus, 3) Magen, 4) absteigenden Darm, 5) aufsteigenden Darm, 6) Rectum.

Bei Sipunculus nudus konnte ich alle diese Abschnitte nicht finden. Der Mitteldarm besteht bei Sipunculus Gouldii aus drei Abschnitten, während er bei Sipunculus nudus durchweg denselben Bau hat.

Bei Betrachtung des Darmes mit der Lupe oder gar mit unbewaffnetem Auge fällt auf einer Seite desselben eine rothe Linie auf, welche beim Munde beginnt und längs dem Darme bis zum Blindfortsatz herunterzieht. Diese von außen sichtbare Linie ist bedingt durch eine längs der Innenwand des Darmes verlaufende Rinne, welche durch zwei im Inneren des Darmes gelegene Auswüchse gebildet wird. In Folge der Durchsichtigkeit des Darmes scheint die Rinne mit den zwei sie bildenden Wülsten durch und tritt als rothe Linie von außen in Erscheinung. Bevor ich zur genaueren Beschreibung dieses Gebildes übergehe, muss ich noch zweier Besonderheiten im Bau des Darmes erwähnen, welche dem unbewaffneten Auge sichtbar sind. Auf der Grenze zwischen Mittel- und Hinterdarm ist der Blindfortsatz gelegen, welcher genau dort in den Darm einmündet, wo die Rinne endigt. Der Hohlraum dieses Fortsatzes kommunicirt auf diese Weise unmittelbar mit dem Hohlraum der Rinne, die der aus dem Blindfortsatz ausfließenden Flüssigkeit gleichsam als Ausflusskanal dient. Die Größe des Blindfortsatzes variirt in ungewöhnlichem Maße. Bei einigen Exemplaren erreicht er eine Länge von ca. 5 cm, bei anderen wiederum erscheint er als kaum wahrnehmbarer Höcker. Ich suchte lange nach dem Grunde dieser Verschiedenheiten. Unzweifelhaft unterliegt dieses Organ einer starken Degeneration. Nicht selten fand ich das untere Ende desselben im Anfangsstadium der Degeneration: dasselbe erschien bedeutend dünner und zerfiel sogar in mehrere Theile. Ich habe mehr als 300 Sipunculi untersucht, und

es ist mir gelungen folgendes Gesetz zu eruiren: Bei jungen Exemplaren und kleinen ist der Blindfortsatz stark entwickelt, und umgekehrt bei großen Exemplaren ist er in der Mehrzahl der Fälle auf dem Wege zur Degeneration.

Meiner Ansicht nach lassen diese Erscheinungen folgende Erklärung zu. Es ist unzweifelhaft, dass der Darm junger Thiere bedeutend kleiner ist als bei großen, die Schwierigkeiten der Verdauung sind jedoch dieselben. Wie bekannt nimmt Sipunculus eine Menge Sand zu sich; um nun die mit dem Sande eingenommenen Nahrungstheilchen aufzulösen, ist es erforderlich diesen Sand mit einer großen Menge von Verdauungssäften zu bearbeiten. Ist nun die Drüsenoberfläche des Darmes nicht genügend groß, wie es bei kleinen Exemplaren der Fall ist, so ist zur Bereitung der erforderlichen Menge Verdauungssäfte eine Nebendrüse nothwendig — eine derartige stellt der Blindfortsatz dar; er sondert Verdauungssaft aus, der sich in die kleine Rinne ergießt, längs derselben bis zum Schlunde aufsteigen und die Nahrungsprodukte im Verlauf des ganzen Darmes durchfeuchten kann. Vergrößert sich die Darmoberfläche, so vermehrt sich damit auch die Menge der einzelnen, in den Darmwandungen zerstreuten Drüsen, die Nebendrüse erscheint überflüssig und degenerirt.

Um Einiges über dem Blindfortsatz, beinahe dicht bei der Afteröffnung, sind zu Seiten des Darmes zwei Analdrüsen gelagert, die das Aussehen kleiner verzweigter Bäumchen haben.

Es bleibt noch übrig eines äußerst feinen längs dem Hinterdarm ziehenden Muskels zu erwähnen, der Spiralmuskel (muscle de la spire) benannt worden ist. Derselbe entspringt in den Längsmuskelbündeln der Körperwände, zieht nach unten bis zum Blindfortsatz, verwächst mit dessen hinterem Ende und verläuft weiter bis zum Schwanze.

Der Schlund. Wie bereits erwähnt, so wird mit Schlund der Abschnitt des Darmes von der Mundöffnung bis zur Basis der Retraktoren bezeichnet. Der Bau der Wandungen lässt sich nur auf Schnitten erkennen. Fig. 16, Taf. XVIII, stellt einen Querschnitt des Schlundes und die beiden Gefäße dar.

Vor Allem fallen zwei hohe Erhebungen im Darme auf, welche die Rinne bilden, die, wie ich bereits erwähnte, sehr gut bei der äußerlichen Betrachtung der Darmwände sichtbar ist.

Die Außenfläche des Schlundes ist von flachem Epithel ausgekleidet, zwischen welchem in geringer Anzahl Flimmerzellen eingestreut sind. Darauf folgt eine Zellschicht, welche die Hauptmasse

der Wände darstellt. Sie besteht zunächst aus großen lang ausgezogenen Zellen, die radiär angeordnet sind und daher Radiärzellen genannt werden. Ganz besonders groß sind die Zellen in den, die Rinne begrenzenden, Erhebungen; hierselbst sind sie stark in die Länge ausgezogen und fächerförmig angeordnet. Das Protoplasma der Radiärzellen ist feinkörnig und im natürlichen Zustande blassrosa gefärbt. In der Mitte der Zelle liegt ein großer Kern. Auf Fig. 28, Taf. XIX, ist ein Längsschnitt dargestellt durch eine Erhebung, woselbst die Radiärzellen besonders stark entwickelt sind.

In den Zwischenräumen zwischen den Radiärzellen sind Bindegewebszellen gelagert; dieselben lassen sich leicht von den großen Radiärzellen unterscheiden, sowohl durch den Bau des Protoplasmas als auch durch die bedeutend kleineren und sich viel intensiver färbenden Kerne. Bei der Färbung mit Pikrokarmin färben sich die Radiärzellen mit Pikrinsäure schwach gelb, während die Bindegewebszellen röthlich erscheinen.

Außer den Bindegewebs- und Radiärzellen verlaufen hier noch Ring- und Längsmuskelfasern sowie Nerven.

Die Innenfläche des Schlundes ist mit hohem Flimmerepithel bekleidet. In der Rinne sind die Epithelzellen bedeutend größer und mit längeren Flimmern besetzt.

Der Mitteldarm nimmt den Theil des Darmes zwischen Schlund und Blindfortsatz ein; auch er ist durch die Anwesenheit der Rinne charakterisirt. Sein histologischer Bau gleicht im Allgemeinen dem Bau des Schlundes: von außen ist er von flachem Epithel bedeckt, auf welches eine bindegewebige Schicht mit großen Radiärzellen und Muskelbündeln folgt, von innen ist er von Flimmerepithel ausgekleidet.

Der Hauptunterschied des Mitteldarmes besteht darin, dass zwischen den, die Innenwand auskleidenden Flimmerzellen besondere Drüsenzellen eingelagert sind, die ich im Schlunde nicht gefunden habe. Diese Zellen sind sehr gut auf Querschnitten (Fig. 19, Taf. XVIII) von Präparaten sichtbar, welche in Hermann'scher oder Flemming-scher Mischung fixirt worden sind. Die Drüschen haben das Aussehen kolbenförmiger Verdickungen; der verdickte Theil der Drüsenzelle ist an der Peripherie gelagert; zur Basis hin verjüngt sich die Zelle kegelförmig. Da der untere Theil der Zelle ungleich dünner ist als die obere Verdickung, so fallen auf Schnitten vor Allem diese runden Verdickungen auf. Das Protoplasma der Drüsenzellen unterscheidet sich scharf von dem des Flimmerepithels: es erscheint netzförmig

oder vielmehr schaumig. Das obere Ende der Zelle öffnet sich in das Darmlumen. Es bilden sich auf diese Weise zwischen den Flimmerepithelzellen kleine Öffnungen, die als Ausführungsgänge der Drüschen fungiren.

Jede Drüsenzelle besitzt einen Kern im verjüngten Theil, in Folge dessen er nicht immer auf Schnitten zu sehen ist; derselbe ist kleiner als der Kern der Flimmerzellen. Die Zahl der Drüsenzellen ist bedeutend geringer als die der Epithelzellen.

Dergleichen Drüsenzellen im Mitteldarm des Regenwurms haben vor Kurzem VICTOR WILLEM und A. MINNE beschrieben (p. 6): »L'épithelium qui tapisse la surface interne de l'intestin moyen comprend surtout le typhlosolis, des très nombreuses cellules glandulaires qui secretent un liquide dégerant la fibrine et agissant surtout en milieu alcalin (p. 22).

Après l'action des liquides de FLEMMING et de HERMANN, par exemple, le contenu des ces cellules présente presque toujours une apparence spumeuse due à des vacuoles plus ou moins volumineuses.«

Die zweite Eigenthümlichkeit des Mitteldarmes bildet der große Sinus, der in der Wand des Darmes eingelagert ist und einen engen, spaltförmigen Hohlraum in der mittleren bindegewebigen Schicht darstellt. Er beginnt unmittelbar hinter dem Schlunde und zieht sich längs des ganzen Mitteldarmes. Sind die Wandungen des Darmes sehr ausgedehnt, so ist der Sinus kaum wahrnehmbar, sind sie im Gegentheil kontrahirt, so erscheint der Sinus als recht bedeutender Hohlraum. Derselbe ist von feinen queren Fibrillen durchzogen, wie es auf Figg. 24, 26, Taf. XIX, wiedergegeben ist.

Es erübrigt noch der Wanderzellen zu erwähnen, welche stets in den Wandungen des Mitteldarmes und des Schlundes beobachtet werden. Die Zahl der Wanderzellen im Darme ist bei Weitem nicht so groß wie in den Tentakeln oder in dem Kanal des Sinnesorgans, dafür jedoch ist der Darm durch die große Verschiedenheit in der Form der Wanderzellen ausgezeichnet. Am häufigsten werden verschiedene Leukocyten angetroffen, welche ich nicht selten in das, die Innenwand des Darmes auskleidende Flimmerepithel hindurchtreten sah.

Alsdann fand ich dieselben ovalen, sich in Eosin intensiv färbenden Zellen, die ich bei den Tentakeln beschrieben habe; sie treten jedoch hier durchaus nicht in der Menge und dermaßen konstant auf wie dort (s. Fig. 16 *bz*, Taf. XVIII).

Bedeutend seltener fand ich die vielzelligen gelben Zellen (Plas-

modien), die überaus häufig in den Körperwänden, dem Nervensystem und den Tentakeln anzutreffen sind.

In sehr seltenen Fällen fand ich in den Wandungen des Schlundes und gar im Flimmerepithel große runde Zellen, die aus schwarzen Körnern und Stäbchen zusammengesetzt erscheinen, wie es die Fig. 15, Taf. XVII, zeigt.

Der Blindfortsatz.

Auf der Grenze zwischen Mittel- und Hinterdarm ist der Blindfortsatz gelagert, der genau auf der Stelle in den Darm einmündet, wo die innere Rinne endigt, welche auf diese Weise gleichsam die Fortsetzung des Hohlraums des Blindfortsatzes bildet (Fig. 1 und 2 *div*, Taf. XVII).

Oben bereits habe ich erwähnt, dass der Blindfortsatz bei verschiedenen Exemplaren in verschiedenem Zustande angetroffen wird; bei den einen ist er sehr groß und funktionirt, während er bei anderen einen kaum wahrnehmbaren Auswuchs darstellt und degenerirt ist. In diesen Fällen ist sein Bau durchaus verschieden.

Fig. 20, Taf. XVIII, stellt einen Querschnitt durch einen funktionirenden Blindfortsatz vor. Sein Hohlraum ist gewöhnlich mit einer Flüssigkeit angefüllt, in welcher zuweilen Zellelemente wahrnehmbar sind, die an einzelne Theile der den Blindfortsatz auskleidenden Zellen erinnern.

Von außen ist die Wand des Blindfortsatzes von flachem Epithel bedeckt, auf welches eine Bindegewebsschicht und Muskeln folgen.

Von innen ist der Blindfortsatz mit großen, breiten Zellen drüsigen Charakters bedeckt; jede Zelle enthält einen an der Basis derselben gelegenen Kern (Fig. 22, Taf. XVIII). Im Protoplasma lassen sich große runde Bläschen und Vacuolen beobachten, die offenbar die Zellmembran durchbrechen und in den Hohlraum des Blindfortsatzes übertreten, da ich dieselben Bläschen auch in der, den Fortsatz ausfüllenden, Flüssigkeit fand. Auf diese Weise verläuft augenscheinlich die Sekretionsthätigkeit der Drüsenzellen. Auf der Fig. 35, Taf. XIX, habe ich einen Querschnitt durch einen degenerirten Blindfortsatz abgebildet. Sein Bau unterscheidet sich scharf von dem eben beschriebenen funktionirenden Fortsatz: statt von Drüsenzellen mit Vacuolen ist seine Innenfläche von kleinen, durchsichtigen, dicht an einander gepressten Zellen bekleidet. Diese Zellschicht bildet einige in den Hohlraum des Blindfortsatzes hinein-

ragende Falten. Eben so sind auch die Muskelschicht und die Bindegewebsschicht bedeutend dicker geworden.

Das obere Ende des Blindfortsatzes mündet in den Hohlraum des Darmes vermittels eines kleinen schmalen Ganges (*pro*), wovon man sich leicht auf Querschnitten überzeugen kann (Fig. 26, Taf. XIX).

Der Hinterdarm ist vor Allem durch die Abwesenheit der inneren Rinne charakterisirt, sowie durch die Dicke der an Muskulatur reichen Wandungen.

Die Wand des Hinterdarmes ist dessgleichen aus drei Schichten zusammengesetzt: einer äußeren flachen Epithelschicht, einer mittleren Bindegewebsschicht und einer inneren Schicht von Flimmerepithel; die letztere entbehrt der im Mitteldarm vorhandenen Radiärzellen sowie der zahlreichen Wanderzellen.

Um Einiges oberhalb des Blindfortsatzes liegen zu Seiten des Hinterdarmes zwei kleine Drüsen, die sog. Analdrüsen. Ihre Größe beträgt selbst bei den größten Thieren kaum mehr als 2—3 mm, in Folge dessen sie leicht übersehen werden können. Sie stellen kleine baumförmige Gebilde dar, die mit ihrer Basis der Wand des Darmes aufsitzen. Jede Fixirungsflüssigkeit verändert das zarte Drüsengewebe bis zur Unkenntlichkeit, so dass es sich empfiehlt dieselben im frischen Zustande zu untersuchen, was um so leichter ist, als sie vollkommen durchsichtig sind. Die Untersuchung eines kleinen Drüsenstückes unter dem Mikroskop lässt leicht ihren Bau erkennen. Sie bestehen aus einer großen Anzahl sich verästelnder und sich verflechtender Schläuche; beim Verfolgen eines Schlauches lässt sich leicht feststellen, dass derselbe in einem vollkommen geschlossenen fingerförmigem Auswuchs endigt. Mehrere dieser Auswüchse vereinigen sich und münden in einen gemeinsamen Ausführungsgang (Fig. 29, Taf. XIX), der sich seinerseits wieder mit anderen Ausführungsgängen vereinigt. Das ganze System der Schläuche und Ausführungsgänge vereinigt sich schließlich in einem gemeinsamen Hauptausführungsgang, der nun in den Darm einmündet.

Die Wandungen der fingerförmigen Auswüchse, sowie der Schläuche selber, bestehen aus durchsichtigen Zellen mit Kernen; bei der Fixirung treten diese Kerne aus den Zellen heraus und scheinen außerhalb der Zellen gelagert zu sein.

In der Voraussetzung, dass diese Drüsen den Analdrüsen von Bonellia analog seien, bemühte ich mich, das Gemeinsame beider, sowohl in histologischer als auch in physiologischer Beziehung zu finden. Wie bekannt, erscheinen die Analdrüsen von Bonellia in

Form großer verzweigter Auswüchse des Hinterdarmes, auf denen große Wimpertrichter aufsitzen. Es gelang mir einige lebende Exemplare von Bonellia zu erhalten, denen ich physiologische Injektionen machte. Ich konnte mich äußerst leicht davon überzeugen, dass das Ammoniakkarmin in die Trichter und in den Hohlraum der Analdrüsen gelangt. Die Analdrüsen von Bonellia sind in Folge dessen als Exkretionsorgane anzusehen, worauf auch die Trichter hinweisen, welche ein Charakteristikum der Exkretionsorgane darstellen. Nichts Derartiges habe ich nun in den Analdrüsen von Sipunculus finden können. Dieselben haben weder Wimpertrichter, noch irgend welche Öffnungen, vermittels derer sie mit der Leibeshöhle kommunicirten. Nach physiologischen Injektionen, die ich viele Male an Sipunculi vornahm, wurde von diesen Organen nichts abgesondert.

Noch in einer Eigenthümlichkeit unterscheiden sich diese Organe von den Analdrüsen von Bonellia und anderen Gephyreen, darin nämlich, dass die Ausführungsgänge der Analdrüsen von Sipunculus nicht in den Darm einmünden, sondern in den oben beschriebenen Sinus des Darmes. Fig. 17, Taf. XVIII, stellt einen Querschnitt des Hinterdarmes dar, genau an der Stelle, wo der Ausführungsgang der Analdrüsen in den Sinus einmündet. Das Sekret der Analdrüsen gelangt auf diese Weise nicht in das Darmlumen, sondern in dessen Sinus.

Bereits oben erwähnte ich des Sinus in der Darmwand; derselbe erscheint in Form eines großen spaltförmigen Hohlraumes in der Wand des Mittel- und Hinterdarmes; er beginnt unmittelbar hinter dem Schlunde und erstreckt sich bis an die Analdrüsen. In seinem ganzen Verlauf wird der Sinus von einer großen Zahl querer Fasern durchzogen, wie es auf Fig. 24 und 26, Taf. XIX, abgebildet ist. Ein derartiger Sinus ist eine ziemlich verbreitete Erscheinung im Darme der Würmer. Denselben erwähnt Claparède in seiner Monographie: »le sinus intestinal des Serpuliens, est logé entre les deux couches musculaires de la paroi intestinale; il est traversé par une multitude des brides conjonctives qui s'étendent en se ramifiant et s'anastomosant d'une paroi à l'autre«.

Marion sah denselben Sinus bei den Sabelliden, Ed. Mayer fand ihn bei verschiedenen Terebelliden. Eisig bei Capitelliden; Victor Willem und Achille Minne berichten in Betreff dieses Sinus Folgendes: »Chez les Annelides cités ci-dessus, le sinus periintestinal s'étend d'ordinaire sur toute la longueur des intestin moyen et posterieur souvent aussi sur les regions qui précedent. Il reçoit les

vaisseaux qui reviennent des parapodes et se continue en avant par le coeur d'où partent un nombre variable de vaisseaux branchiaux«. Weiter erwähnen sie: »Une considération qui nous avait frappé dès l'abord, c'est qu'un rôle purement respiratoire n'expliquerait pas le developpement considérable que présente le système hématique dans la paroi de l'intestin moyen.« Beide Autoren vermuthen, dass dieses System den Weg darstellt, auf welchem die Nahrungsmittel durch den Körper geleitet werden. Außerdem ist es noch exkretorisch thätig.

Der Darmsinus von Sipunculus nudus stellt ein vollkommen geschlossenes System dar, das weder mit der Leibeshöhle noch mit den Gefäßen kommunicirt. Im Sinus habe ich stets viele Leukocyten gefunden, niemals habe ich jedoch das Eindringen rother Blutkörperchen oder anderer Blutelemente beobachtet. Dessgleichen dringt auch bei physiologischen Injektionen die Farbe niemals in ihn ein.

Rectum. Der letzte Abschnitt des Darmes ist zwischen den Analdrüsen und der Afteröffnung gelagert. Auf Fig. 39, Taf. XX, habe ich einen Längsschnitt durch das Rectum abgebildet; wie aus der Figur hervorgeht, wird das Rectum vom Hinterdarm durch kleine Erhebungen der Darmwand geschieden, die eine Art Sphinkter bilden; der Sphinkter ist unmittelbar hinter den Analdrüsen gelegen.

Die Wände des Rectums zeichnen sich durch ungewöhnliche Dicke aus im Vergleich mit den anderen Abschnitten des Darmes. Besonders entwickelt ist die mittlere bindegewebige Schicht, in welcher jedoch keine Radiärzellen angetroffen werden. Die Schicht besteht ausschließlich aus Bindegewebe und Muskelbündeln. Während in den übrigen Abschitten des Darmes die Ring- und Längsmuskeln des Darmes ein Netz sich verflechtender und anastomosirender Fasern bilden, sind sie hier zu großen, dicken Bündeln vereinigt. Besonders mächtig sind die Ringmuskeln, welche eine Reihe einzelner Muskelringe bilden (Fig. 39 *cm*, Taf. XX). Die Ringmuskeln sind in den inneren Schichten der Wand angeordnet, die Längsmuskeln in den peripheren.

Das Gehirn.

Das Gehirn ist auf der Rückenseite an der Basis der Tentakel gelagert (Fig. 1, Taf. XVII). Dasselbe stellt einen sphäroidalen kompakten Körper von 2 mm Breite und $1^1/_2$ mm Länge dar, welcher durch eine quere Rinne in zwei symmetrische Lappen oder Hemisphären getheilt wird. Der vordere, zur Mundöffnung gerichtete Rand

ist mit einer Reihe fingerförmiger Auswüchse versehen, welche eigenartige Sinnesorgane darstellen. Diese Auswüchse sind so wie das gesammte Gehirn in der Leibeshöhle gelagert und werden allseitig vom Blute bespült. Unmittelbar hinter den fingerförmigen Auswüchsen befindet sich ein zweites Sinnesorgan und der Kanal desselben, über deren Bau und Lagerung weiter unten ausführlich berichtet werden soll.

An vielen Exemplaren ist das Gehirn und der Bauchnervenstrang gelb gefärbt. Bereits bei schwacher Vergrößerung ist es zu erkennen, dass diese Färbung von kleinen gelben Einschlüssen herrührt, welche in großen Mengen überall zerstreut sind. Besonders zahlreich sind diese Einschlüsse in den fingerförmigen Auswüchsen.

Der innere Bau. Das Gehirn ist von einer beträchtlich dicken Hülle umgeben, auf welche eine Schicht besonderer sternförmiger Zellen folgt, sowie eine Menge Neurogliafasern; letztere durchziehen das Gehirn in allen Richtungen. Zwischen diesen Neurogliafasern und -zellen, über deren Struktur ich weiter unten berichten werde, sind verschiedenartige Nervenzellen eingelagert. Der centrale Theil des Gehirns wird von der Fasermasse der Kommissuren eingenommen. Bevor ich zu dem Bericht über die Vertheilung der verschiedenen Elemente des Gehirns übergehe, muss ich noch Einiges über die Struktur der Nervenzellen und der Neuroglia aussagen.

Nervenzellen. Ich konnte vier Typen von Nervenzellen unterscheiden.

1) Am zahlreichsten finden sich kleine 5 oder 4 μ große Nervenzellen, die auf den ersten Blick nur aus einem Kern zu bestehen scheinen (Fig. 59, Taf. XXI). Nur auf gut gefärbten Präparaten lässt sich eine feine Protoplasmaschicht erkennen, welche auf einer Seite der Zelle sich in einen kleinen Ausläufer auszieht. Der Kern ist gewöhnlich rund. Die sich färbende Substanz ist gewöhnlich in Form kleiner Punkte angeordnet.

2) Die zweite Art von Nervenzellen unterscheidet sich von der ersteren durch die große Menge Protoplasma und durch ihre Größe; die Zellen sind 18—20 μ lang (Fig. 54, Taf. XXI). Sie haben das Aussehen großer birnförmiger Körper, deren schmales Ende sich in einen langen Fortsatz auszieht. Diese Zellen, sowie die ersteren sind multipolar. Im Protoplasma werden nicht selten große Vacuolen beobachtet, die in der Mehrzahl der Fälle von einer Körnelung angefüllt sind. In einigen Fällen waren diese Vacuolen augenscheinlich leer. Im Centrum, häufiger jedoch im schmalen Ende der Zelle, ist der Kern gelagert, der um Einiges größer ist, als der Kern der

kleinen Zellen des ersten Typus; im Centrum des Kernes ist gewöhnlich ein Chromatinklumpen wahrnehmbar, der alle anderen Chromatinkörner an Größe übertrifft.

3) Der dritte Typus der Zellen stellt große Riesenzellen dar (Fig. 53. Sie erreichen eine Länge von 50—55 μ. Ihrer Gestalt nach erinnern sie an die Zellen des zweiten Typus. Der Zellleib hat dessgleichen Birnenform, sein verjüngtes Ende ist in einen langen und ziemlich dicken Fortsatz verlängert. Das Protoplasma schließt dessgleichen eine große und mehrere kleinere Vacuolen ein, die von einer Körnelung angefüllt sind. Der Kern fällt durch seine Größe auf. Das gesammte Chromatin des Kernes ist an einer Stelle angehäuft und bildet im Centrum des Kernes ein großes rundes Kernkörperchen.

Zum Studium der Struktur dieser Zellen wandte ich die Vergoldung nach Apáthy's Angaben an; dieser Autor fand, wie bekannt, in den Ganglienzellen ein Netz feinster Neurofibrillen, welches den Kern umgiebt. Ungeachtet der großen Anzahl angefertigter Präparate ist es mir nicht gelungen, dieses Netz zu konstatiren. Nicht selten fand ich Neurofibrillen innerhalb der Nervenfasern, in denen sie sich deutlich färben, niemals konnte ich jedoch das Eindringen der Neurofibrillen in die tiefen Schichten des Zellleibes wahrnehmen. Es ist möglich, dass die Nervenelemente von Sipunculus nudus in dieser Beziehung einige Besonderheiten darstellen, wahrscheinlicher ist es jedoch, dass ein jedes nach dem genannten Verfahren zu untersuchende Thier einige Veränderungen und Anpassungen der vorhandenen Methoden verlangt; mir fehlte die Zeit und die Möglichkeit mich damit zu beschäftigen.

4) Während alle oben erwähnten Nervenelemente multipolare Zellen darstellen, sind die Zellen des vierten Typus bipolar (Fig. 56). Diese Zellen nehmen einen dermaßen geringen Theil des Gehirns ein, und sind in dermaßen geringer Anzahl vorhanden, dass es durchaus nicht zu verwundern ist, dass dieselben bisher im Gehirn des Sipunculus nicht beobachtet worden sind. Jede Zelle erscheint in Form einer breiten Spindel, deren Enden sich in zwei Fortsätze verlängern. Ihrer Größe nach sind diese Zellen den Zellen des zweiten Typus gleich. Im Centrum ist ein recht großer Kern gelagert, dessen Chromatin in Form kleiner Körner erscheint.

Neurogliazellen. Alle oben beschriebenen Zellen sind innerhalb einer Masse Neurogliafasern und -zellen eingelagert. Diese Zellen und ihre Fasern bilden ein dichtes Netz, in dessen Maschen die einzelnen Nervenelemente gelagert sind; auf diese Weise erscheint

jede Nervenzelle wie von einer Hülle umgeben. Die Neurogliazellen sind gewöhnlich an der Peripherie des Gehirns angeordnet, wobei sie eine große Anzahl Fasern ins Innere des Gehirns entsenden; einige Neurogliazellen schieben sich jedoch auch zwischen die Nervenzellen ein. Fig. 55, Taf. XXI, stellt eine Neurogliazelle dar, die ihre Fortsätze nach vier verschiedenen Richtungen entsendet; die Fortsätze anastomosiren und bilden große Hohlräume, in welche die Nervenzellen eingelagert sind. Auf Figg. 57 und 58 sind sternförmige Neurogliazellen abgebildet; diese sternförmigen Zellen haben gewöhnlich eine längliche Form; im Centrum liegt der Kern; von dem Protoplasma gehen nach allen Richtungen eine große Anzahl feinster Fibrillen aus. Bisweilen ist das Protoplasma nur in sehr geringen Mengen vorhanden, so dass es das Aussehen hat, als gingen die Plasmafortsätze unmittelbar vom Kern aus (Fig. 58). Liegen einige sternförmige Zellen neben einander, wie es auf Fig. 58 *a* dargestellt ist, so verschmelzen die Ausläufer und bilden Scheidewände. Zwischen dem Zellleibe und der Hülle erscheint ein schmaler Hohlraum, welcher von den Fortsätzen in radiäre Hohlräume oder Vacuolen getheilt wird. Ward hält diese Zellen für besondere Nervenzellen und die radiären Hohlräume oder Vacuolen für das Paramitom. Er schreibt: »One or more vacuoles of non-colored matter, the paramitome of recent writers may always be found, and in favorable cases there can be seen such a distribution of these as is shown in Fig. 32. The paramitome exists in the form of numerous peripheral vacuoles subjacent to the enveloping connective fibres and possibly (?) surrounded by them« (p. 167).

Wie ich bereits erwähnt habe, nehmen die Neurogliazellen die pheripheren Schichten des Gehirns ein, von wo aus sie Fasern nach allen Richtungen aussenden.

Die Ganglienzellen haben dessgleichen eine mehr oder weniger bestimmte Lagerung innerhalb des Gehirns. Ihre Lagerung und ihre Beziehungen zu einander können nur auf Schnitten studirt werden. Auf Fig. 52, Taf. XXI, ist ein Querschnitt durch den centralen Theil des Gehirns dargestellt. Vorn befindet sich das Sinnesorgan und sein Kanal (*ka* und *so*). In der Mitte des Gehirns ist der Faserantheil oder die Kommissur gelagert. Rings um die Kommissur sind die Ganglienzellen angeordnet. Zu beiden Seiten sind symmetrisch zwei große Gruppen von Zellen des ersten Typus zu erkennen (*gI*). Die Zellen des zweiten Typus sind unregelmäßig sowohl oberhalb als unterhalb der Kommissur zerstreut (*gII*).

Die großen Riesenzellen sind stets an einer bestimmten Stelle angeordnet; sie liegen unterhalb der Kommissur (*gIII*).

Besser noch als auf Querschnitten kann man auf sagittalen Längsschnitten die Vertheilung der Nervenzellen kennen lernen. Ein derartiger Schnitt ist auf Fig. 49, Taf. XXI, dargestellt. Im Centrum befindet sich die Kommissur, die die Gestalt eines ⌒ hat. Um die Kommissur sind die Ganglienzellen angeordnet. Die Zellen des ersten Typus sind überall zertreut zwischen den Zellen des zweiten Typus. Die Zellen des zweiten Typus bilden einige Gruppen; eine Gruppe ist oberhalb der Kommissur angeordnet, zwei weitere Gruppen sind seitlich gelagert (*gII*). Die Zellen des dritten Typus liegen im hinteren Abschnitt des Gehirns. Ihre großen Fortsätze biegen um und dringen in die kleine runde Kommissur *b* ein, von der weiter unten die Rede sein wird.

Die Zellen des vierten Typus, deren Lagerung auf Querschnitten nicht zu erkennen war, treten hier deutlich in Erscheinung; sie sind an der Basis der fingerförmigen Auswüchse gelagert (*gIV*); ihre Zahl ist dessgleichen nicht groß.

Kommissuren des Gehirns.

Um die Lagerung sowie den Bau der Kommissuren kennen zu lernen, ist es erforderlich, eine vollständige Serie von Sagittalschnitten durch das Gehirn anzufertigen. Einige derartige Schnitte sind auf Taf. XXII, Fig. I—VII *b* in ihrer Reihenfolge abgebildet. Schnitt VIII ist durch die centralen Theile des Gehirns gefallen, die Schnitte VII, VII *A*, VI und V durch die Seitentheile oder die Hemisphären des Gehirns. Wie bekannt, treten jederseits in das Gehirn fünf Nervenstämme ein. In Folge dessen sind auf den ersten Schnitten (I, II, III) die fünf Nervenstämme sichtbar. Bei ihrer Annäherung an das Gehirn vereinigen sich die Nervenstämme mit einander. Zunächst vereinigen sich die Nerven, die bei mir mit 2, 3, 4, 5 bezeichnet sind. Auf dem folgenden Schnitt V erfolgt die Vereinigung des letzten Nervenstammes Nr. 1. Es geht auf diese Weise aus der Vereinigung der fünf Nervenstämme die Hauptmasse der Kommissur hervor. Je näher zum Centrum, desto kompakter wird diese Masse, so dass die Spuren der Vereinigung allmählich verschwinden (cf. Schnitt V und VI). Gleichzeitig sondern sich bereits im Gehirn selber von der Hauptkommissur eine kleine Gruppe von Fasern ab, die die kleine Kommissur *a* bilden. Vor der Mitte des Gehirns senkt sich die Kommissur *a* wiederum in die Hauptkommissur ein, wie es auf Schnitt VII zu erkennen ist.

In demselben Präparat ist die Absonderung zweier weiterer kleinerer Kommissuren *b* und *c* wahrnehmbar, welche in entgegengesetzter Richtung verlaufen. Die Kommissur *b* verläuft zum hinteren Abschnitt des Gehirns in der Richtung zu den Riesenzellen, mit welchen sie, wie wir wissen, in unmittelbarer Verbindung steht. Die andere Kommissur *c* verläuft in der Richtung zum Sinnesorgan *os*.

Ich habe bisher noch nicht einer weiteren Kommissur erwähnt, welche auf allen Abbildungen mit *kom* bezeichnet ist. Dieselbe besteht aus zehn bis elf Stämmchen, die sich berühren aber nicht verbinden; diese Stämmchen sind von einander durch Neurogliazellen und -fasern getrennt. Diese eigenthümliche Kommissur verläuft auf der Rückseite um Einiges unterhalb der bipolaren Zellen, wobei sie sich bogenförmig der Peripherie des Gehirns entsprechend windet. Auf Querschnitten erscheint sie in Form zweier symmetrischer zu beiden Seiten der centralen Kommissur angeordneter Gruppen (Fig. 52 *kom*).

Es ist mir nicht gelungen, auf dem ganzen Verlauf der Kommissur eine Verbindung derselben mit der Hauptkommissur zu finden. Augenscheinlich steht sie nur mit dem ersten Paar der vorderen, bei mir mit der Zahl 1 bezeichneten Nervenstämme in direkter Verbindung (cf. Fig. V und 52, Taf. XXI).

Auf den durch den centralen Theil des Gehirns gefallenen Sagittalschnitten (Schnitt VIII und 52, Taf. XXI) lässt sich leicht das Vorhandensein von vier einzelnen Kommissuren erkennen. Erstens die Hauptkommissur in Gestalt eines $>$, alsdann die Kommissur *b* und *c*, die Abzweigungen der Hauptkommissur darstellen und endlich die Kommissur *kom*, welche aus elf Bündeln besteht.

Das Sinnesorgan des Gehirns.

Das Sinnesorgan des Gehirns befindet sich im vorderen Theil und besteht aus zwei Theilen: aus einem kleinen, schmalen, an der Basis der Tentakel ausmündenden Kanal und aus dem Sinnesorgan selber.

Vom Bau des Kanals habe ich Einiges bereits bei der Beschreibung der Tentakel erwähnt. Er erscheint gewöhnlich als eine schmale Spalte (Fig. 48 *ka*, Taf. XXI); in einigen Fällen jedoch, wenn die Tentakeln stark kontrahirt sind, sind die Wände des Kanals gewunden und derselbe nimmt die Form eines Rhombus an (Fig. 50, Taf. XXI). Dabei sind jedoch stets zwei kleine Auswüchse wahrnehmbar (*on*), in welchen Nerven verlaufen. Diese Auswüchse sind auf der Bauchseite des Kanals gelagert und verlaufen längs dem ganzen Kanal.

Die Wände des Kanals sind von Epithelzellen ausgekleidet, zwischen denen in großer Zahl gelbe, vielkernige Zellen angetroffen werden.

Der Kanal senkt sich bis zur vorderen Fläche des Gehirns herunter und endigt hier in einem eigenthümlichen Sinnesorgan.

Auf einem Längsschnitt durch den Kanal lassen sich leicht am Boden desselben zwei große Erhebungen (*l*) erkennen, welche symmetrisch über dem Sinnesorgan gelagert sind und dasselbe gleichsam schützen. Ein derartiger Schnitt ist auf Fig. 52 abgebildet. Die auf meiner Zeichnung mit *l* bezeichneten Erhebungen haben ein blattförmiges Aussehen. Von außen werden sie von denselben Epithelzellen ausgekleidet wie der gesammte Kanal, innen bestehen sie aus Bindegewebe und einer Menge sich durchflechtender Fasern, welche augenscheinlich unmittelbar aus dem Gehirn herkommen und die für die Innervation der Erhebungen bestimmten Nervenfasern darstellen.

Eine recht genaue Beschreibung dieses Kanals giebt Ward, er erwähnt jedoch gar nicht der oben erwähnten blattförmigen Erhebungen, welche sich am Boden des Kanals befinden. In Betreff der den Kanal auskleidenden Zellen schreibt er: »The cells of the ventral wall of the canal have the appearence of ordinary hypodermal cells except that they bear cilia. The dorsal wall is made up of similian cells near the mouth of the canal but these become higher as the brain is neared until at the middle of the canal the have assumed the form of a high columnar epithelium with large nuclei« (p. 173). Mir ist es nicht gelungen, diese Besonderheiten der Zellen wahrzunehmen.

Den Kanal erwähnen auch Keferstein und Ehlers: »Außerdem sieht man vom Hirn zum Tentakelkranz einen aus zwei Hälften bestehenden, dicken Strang verlaufen, der dort endet, und an dem Endpunkte, wie man bei der Betrachtung von außen her wahrnimmt, in der Haut von einer Gruppe kleiner Falten umgeben ist, als wenn er eine Röhre wäre und hier nach außen mündete.«

Am Boden des Kanals unmittelbar unterhalb der blattförmigen Erhebungen liegt das Sinnesorgan. Der Bau desselben lässt sich am besten auf Längsschnitten durch das Gehirn kennen lernen, wie solche auf Fig. 51 und Fig. 49 dargestellt sind. Das Organ selber erscheint in Form einer kleinen halbkreisförmigen Vorwölbung, welche in das Innere des Kanals hineinragt. Von außen ist die Vorwölbung von einer recht dicken Cuticula bedeckt, die an den Rändern verdickt ist. Wimpern habe ich nie beobachten können, Ward vermuthet jedoch das Vorhandensein von Wimpern; er schreibt: »For in pre-

served specimens the entire lower portion of this canal is filled with a granular coagulum, wich might easily enclose any obliterate cilia, if indeed any were preserved in this deep and narrow canal, where fluids evidently could not readily penetrate.«

Unterhalb der Cuticula findet sich eine Reihe von Zellen, welche das Aussehen kleiner Hypodermiszellen haben, wie solche bei der Haut beschrieben worden sind. Die inneren Enden der Zellen sind verjüngt und in die Länge gezogen. An den Rändern des Kanals sind die Zellen dichter an einander gelagert, mehr ausgezogen und gehen allmählich in die den Kanal von innen auskleidenden Zellen über. Das Studium der übrigen unterhalb der Cuticula gelegenen Zellen stößt auf große Schwierigkeiten: gewöhnlich sind nur die Zellkerne erhalten; doch bereits an den Kernen kann man wahrnehmen, dass die unter den Epithelzellen gelegenen Zellen sich von jenen unterscheiden. Auf einigen Präparaten ist es mir jedoch gelungen, ihren Bau kennen zu lernen. Auf Fig. 51, Taf. XXI sind einige derartige Zellen abgebildet. Jede Zelle erscheint in Gestalt einer langen, schmalen Spindel, welche Zellform im Allgemeinen charakteristisch für die Sinnesorgane ist.

Bei der Färbung mit Gold nach Apáthy's Verfahren erscheinen gewöhnlich in diesem Organ eine große Anzahl feinster Fibrillen gefärbt, die aus der oben beschriebenen Kommissur *c* heraustreten. Diese Nervenfasern treten augenscheinlich in die spindelförmigen Zellen, obgleich es mir nicht gelungen ist, dieses festzustellen. Nachdem die Fasern in die Nähe der Cuticula gelangt sind, zerfallen sie in einige Fibrillen und verlieren sich unterhalb der Cuticula.

Die unmittelbare Verbindung des Organs mit dem Centralnervensystem, seine Lagerung sowie sein histologischer Bau weisen darauf hin, dass wir in ihm ein Sinnesorgan vor uns haben.

Das zweite Sinnesorgan des Gehirns.

Wie ich bereits oben hingewiesen habe, ist der vordere Rand des Gehirns mit einer Reihe fingerförmiger circa 0,5 mm langer Auswüchse versehen (Fig. 41, Taf. XX). Das Studium dieser Organe ist mit großen Schwierigkeiten verknüpft, da sie von den fixirenden Flüssigkeiten äußerst rasch zum Schrumpfen gebracht werden und sich verändern. Am besten werden sie im frischen Zustande untersucht. Zu dem Zweck wird das Gehirn des lebenden Thieres rasch herausgeschnitten und auf einen Objektträger in einen Tropfen physiologischer Lösung oder Blut gebracht. Wird das Gehirn alsdann mit

einem Deckgläschen zugedeckt, so ist es leicht, die fingerförmigen Auswüchse nicht nur bei schwacher Vergrößerung, sondern auch mit Immersionssystemen zu untersuchen.

Die fingerförmigen Auswüchse haben eine recht mannigfaltige Gestalt und Größe. Der mittlere Theil ist von dunklen, runden Zellen, sowie von großen gelben Einschlüssen eingenommen, die denselben undurchsichtig machen. An der Basis sind gewöhnlich leicht einige feine Fibrillen wahrnehmbar, die augenscheinlich aus dem Gehirn hervorkommen; sie stellen Nervenfasern dar, welche das Organ innerviren.

An der Peripherie des Organs lässt sich leicht eine Hülle mit Kernen und Flimmerzellen erkennen, welche sich augenscheinlich durchaus nicht von anderen derartigen Zellen, die überall im Körper des Sipunculus anzutreffen sind, unterscheiden. VOGT und YUNG schreiben ihnen jedoch einen besonderen Bau zu: »Chacune de ces cupules a un bord épaissi, qui entoure un large orifice cratériforme, par lequel sortent des cils vibratiles assez longs, qui se courbent volontiers sans bout en hameçon et continuent leur jeu encore pendant des heures entières, si l'on a soin de faire la préparation dans l'eau de mer.

Dans quelques cas nous avons constaté un fin filament sans doute nerveux, qui part du fond de la cupule et se rend dans la substance intérieure ou l'on ne peut plus le suivre.«

Auf Fig. 49 ist ein Längsschnitt durch das Gehirn und die fingerförmigen Auswüchse abgebildet; auf demselben kann man wahrnehmen, dass der fingerförmige Auswuchs vom Gehirn durch eine feine bindegewebige Hülle (*w*) getrennt ist, die jedoch nicht vollständig ist; im Centrum lässt sich leicht ein kleines Bündel von Nervenfasern erkennen, welches durch die bindegewebige Hülle des Gehirns hindurch in die fingerförmigen Auswüchse sich erstreckt und sich daselbst ausbreitet. Diese Nervenfasern entstammen unmittelbar den bipolaren, wie bereits erwähnt, an der Basis der fingerförmigen Auswüchse gelegenen Zellen.

Die fingerförmigen Auswüchse werden von Zellen ausgefüllt, deren Struktur ich nicht ausfindig machen konnte, da sämmtliche von mir ausversuchten Fixirungsmittel dieselben schlecht konservirten. Nichtsdestoweniger lassen sich zwei Arten von Kernen unterscheiden, die offenbar zweierlei, das Organ zusammensetzenden Zellen angehören. Die einen Kerne sind klein und färben sich mit Hämatoxylin dermaßen intensiv, dass das Chromatin des Kernes nicht zu

unterscheiden ist, die anderen Kerne sind bedeutend größer und färben sich weniger intensiv.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass die fingerförmigen Auswüchse irgend welche Sinnesorgane darstellen, welche jedoch in keiner Beziehung zur Außenwelt stehen, woraus zu folgern ist, dass ihre Funktion sich auf die Leibeshöhle und deren Inhalt bezieht.

Kopfnerven.

Von dem Kopfganglion entspringen sechs Paar Nerven (Fig. 41, Taf. XX). Das erste Paar (in der Abbildung mit *I* bezeichnet) tritt aus dem vorderen Ende des Gehirns hervor, alle übrigen Nerven entspringen aus dem hinteren Ende. Die vier ersten Paare begeben sich nach vorn in der Richtung zu den Tentakeln und innerviren dieselben; in der Nähe des Muskelringes, welcher, wie bekannt, an der Basis der Tentakel gelegen ist, verzweigt sich jeder Nerv und tritt alsdann durch den Muskelring durch und begiebt sich in die Tentakel (Fig. 48, Taf. XXI).

Das fünfte Nervenpaar verläuft um den Schlund und bildet einen geschlossenen Ring oder Kommissur, welche auf der Bauchseite einem sich längs des ganzen Körpers hinziehendem Nervenstamm den Ursprung giebt.

Auf der Stelle, wo die Kommissur sich mit dem Gehirn vereinigt, entspringt von letzterem ein kleiner Nervenzweig, welcher rings um den Schlund einen geschlossenen Ring bildet; derselbe ist von Ward unter der Bezeichnung »splanchnic nerve« beschrieben worden (Fig. 41 *sp*). Von diesem Ringe entspringen Nervenstämme zum Darm und seinen Plexus.

Es entspringen auf diese Weise aus dem Gehirn sechs Paar Nerven. Die vier ersten ziehen zu den Tentakeln, das fünfte Paar bildet die Kommissur, und das sechste zieht zum Schlundring. Auf dem Kopfganglion liegen außerdem zwei Sinnesorgane.

Es ist klar, dass das Kopfganglion vor Allem Beziehungen zu den Sinnesorganen hat. Uexküll, welcher Sipunculus in physiologischer Hinsicht studirte, gelangt zu folgendem Schluss: »Doch mag dem sein wie ihm wolle, sicher ist, dass das Hirn seine relative Größe der Verbindung mit den zahlreichen sensiblen Tentakelnerven verdankt. Daraus leite ich mir die Berechtigung ab, dasselbe als sensibles Ganglion zu bezeichnen gegenüber den gemischten Ganglien des Bauchstranges.«

Von der Kommissur entspringen zwei Nervenpaare *nm* und *mm* zu den Retraktoren.

Der Bauchnervenstrang.

Der Bauchstrang erstreckt sich längs des ganzen Körpers vom Schlunde bis zum Schwanze, woselbst er eine Verdickug (*gr*, Fig. 1, Taf. XVII) bildet.

Im vorderen Körpertheil, im Rüssel, sondert sich der Bauchstrang von der Leibeswand und verläuft zum Kopfende hin frei in der Leibeshöhle in Begleitung zweier Muskeln (Fig. 41 *bm*, Taf. XX). Hier entspringen von ihm sieben bis acht Nerven zur Innervation des Rüssels; bevor sie die Muskulatur erreichen, zerfallen sie in mehrere Zweige.

Hinter dem Rüssel in der Leibeshöhle liegt der Bauchstrang der Muskulatur dicht an in einer von zwei Längsmuskeln gebildeten Rinne (Fig. 1). Jederseits gehen von ihm symmetrisch Seitenzweige ab; jedes Seitenästchen begiebt sich nach unten und verläuft zwischen den Ring- und Schrägmuskeln. Offenbar bilden sie keinen geschlossenen Kreis, wie es früher beschrieben wurde, sondern verlaufen nur bis zur entgegengesetzten Seite. Das geht vor Allem klar aus den Versuchen Uexküll's hervor. Derselbe reizte Sipunculus nudus längs dem ganzen Körper, neben dem Nervenstrang und tetanisirte alsdann mit dem Induktionsstrom. Dabei stellte sich heraus, dass sich nur die Hälfte des Körpers kontrahirte, genau bis zur Mittellinie; dieselbe verläuft auf der Rückenseite gegenüber dem Bauchstrang und stellt die Stelle dar, bis wohin die Seitenäste gelangen.

Von außen wird der Bauchnervenstrang von einer beträchtlich dicken Hülle bedeckt, dem sog. äußeren Neurilemm; außer diesem ist noch ein zweites, inneres Neurilemm vorhanden (Fig. 47 *nn*, Taf. XX). Der Zwischenraum zwischen beiden Hüllen ist von besonderen Zellen erfüllt, welche den bei dem Kopfganglion beschriebenen Neurogliazellen gleichen. Dort waren sie jedoch isolirt, während sie hier ein zusammenhängendes Gewebe bilden (Fig. 46, Taf. XX). Dieses zwischen dem äußeren und dem inneren Neurilemm eingeschlossene Gewebe erreicht eine besondere Mächtigkeit im Schwanzende des Bauchstranges, wo dieser, wie bekannt, eine Verdickung (*gr*) bildet (Fig. 1).

Nur nach Bearbeitung mit Gold und Ameisensäure lässt sich der Bau der zwischen den beiden Neurilemmhüllen eingeschlossenen Zellen erkennen. Jede Zelle erscheint lang ausgezogen, im Centrum einer

jeden liegt der Kern vom Protoplasma umgeben. Vom Protoplasma ziehen nach allen Richtungen feinste Fibrillen aus, bis zu der die Zelle allseitig umgebenden Hülle. Zum inneren Neurilemm hin nimmt die Größe der Zellen stetig ab. Damit erklärt sich möglicherweise der Umstand, dass das Kopfganglion mechanischen und elektrischen Reizen gegenüber überaus reizbar ist, während der Bauchstrang auf mechanische Reize gar nicht, und auf elektrische sehr schwach reagirt.

Im Bauchstrange selber liegen Ganglienzellen und Nervenfasern; die ersteren sind stets unten, d. h. auf der Bauchseite gelagert; die Hauptmasse der Zellen besteht aus kleinen Zellen, die den beim Kopfganglion beschriebenen Zellen der ersten Art ähneln (Fig. 59, Taf. XXI). Recht häufig werden auch größere Zellen, ähnlich denen der zweiten Art, angetroffen (Fig. 54); diese sind gewöhnlich an den Rändern angeordnet. In äußerst seltenen Fällen sah ich einzelne, aus dem Bereich des inneren Neurilemms herausgetretene Ganglienzellen. Der centrale und obere Theil des Bauchstranges wird von der Masse sich in Gold gut färbender Nervenfasern eingenommen.

Es erübrigt nun noch von den Geflechten innerhalb der Haut zu berichten. Die von beiden Seiten des Bauchstranges abgehenden Seitenäste liegen unmittelbar über den Ringmuskeln, wie es deutlich auf Querschnitten durch die Haut zu sehen ist (*n*, Figg. 3 und 6. Taf. XVII). Von ihnen ziehen feine Zweige nach unten, durchziehen die Ringmuskelschicht und treten an die Cutis heran. Hier bilden sie ein Geflecht, welches im Rüssel stärker entwickelt ist als im Körper. Fig. 40, Taf. XX stellt das Nervengeflecht im Rüssel dar. Mit *n* sind zwei Seitenstämme bezeichnet; von denselben gehen kleine Zweige (*ns*) ab, welche durch die Ringmuskeln hindurchziehen und dem Geflecht den Ursprung geben. Von letzterem gehen feine Nervenfibrillen ab (*st*), in der Richtung zu den Sinnesorganen und den Drüsen. Auf Fig. 43, Taf. XX ist ein Schnitt durch ein Stück des Rüssels abgebildet; von einem kleinen Nervenstamm, welcher durch die Ringmuskulatur hindurchtritt, gehen feine Äste ab, die in Verdickungen endigen (*no*); dieselben stellen Nervenendapparate für die Innervation der Muskeln dar.

Die Längsmuskeln werden von einer Reihe feinster Nervenfibrillen innervirt, die unmittelbar vom Seitenstamm (*n*) abgehen (Fig. 3 *tn*, Taf. XVII). In jedem Muskelbündel treten eine Menge dieser Fibrillen ein; sie verlaufen einander parallel zwischen den Muskelfasern. Irgend welches innere Geflecht, von welchem Andrews berichtet, habe ich bei Sipunculus nudus nicht finden können.

Die erwähnten Präparate habe ich meistentheils nach der Goldmethode von RANVIER erhalten; das GOLGI'sche Verfahren sowie die Methylenblaumethode gaben mir ungeachtet zahlreicher Versuche keine günstigen Resultate.

In dieser Hinsicht habe ich günstigere Erfolge beim Darm zu verzeichnen. Bei Injektion einer schwachen Methylenblaulösung in die Leibeshöhle eines lebenden Sipunculus färben sich zunächst Fasern der Ring- und Längsmuskeln; es erscheint ein Netz von Fasern, die in regelmäßigen Reihen angeordnet sind (Fig. 25, Taf. XIX). Dabei ist sehr gut der Körper der Muskelzelle mit dem Kern sichtbar. Nachher färben sich die Nerven, die ein Netz bilden. Dieses Netz hat ANDREWS bei Sipunculus Gouldii beschrieben, in Folge dessen ich weiter keine Abbildung desselben gebe.

Außerdem fand ich sehr häufig in den Wandungen des Darmes noch andere, sich mit Methylenblau gut färbende Zellen. Sie unterscheiden sich von den Muskelzellen durch ihre Varicositäten und dadurch, dass sie nicht in Längsreihen parallel den Ring- und Längsmuskelfasern angeordnet sind, sondern sich unter verschiedenen Winkeln durchkreuzen (Fig. 76, Taf. XXII). Offenbar sind es auch Nervenzellen. In einigen Fällen fand ich Doppelzellen, die, wie es schien, mit ihren Fortsätzen vollkommen mit einander verwachsen waren (Fig. 75, Taf. XXII).

Sehr häufig färben sich nach physiologischen Methylenblauinjektionen in den Gefäßwänden eigenthümliche, an die eben beschriebenen erinnernde Zellen. Der Zellkörper liegt gewöhnlich an der Stelle, wo das Gefäß sich an den Darm befestigt. Die Fortsätze der Zelle verlaufen in der Gefäßwand von beiden Seiten (Fig. 23, Taf. XVIII).

Im Hinterdarm und im Rectum färbt sich in Methylenblau eine große Menge Nervenfibrillen, welche ein noch dichteres Netz als im Mitteldarm bilden. Die Fasern zeichnen sich durch starke Krümmungen aus.

Nicht selten fand ich eigenthümliche Nervenendigungen, wie solche auf Figg. 42 und 45, Taf. XX, abgebildet sind. Eine jede Endigung erscheint in Form einer in zwei feine Äste getheilten Fibrille, welche eine Reihe kleiner Verdickungen aufweist.

Exkretionsorgane.

Die Exkretionsorgane von Sipunculus stellen zwei große dunkelbraune Säcke dar, die im vorderen Körpertheil etwas oberhalb der Retraktoren gelagert sind (Fig. 1 *ex*, Taf. XVII). Die Säcke sind

stark ausgezogen, ihr vorderes Ende ist zugespitzt, das hintere bildet eine Verdickung; mit dem vorderen Ende sind sie am Körper des Thieres befestigt; hier befindet sich auch eine Öffnung, durch welche das Organ mit der Außenwelt kommunicirt.

Die Größe der Exkretionsorgane hängt von der Größe des Thieres ab; bei großen Exemplaren erreichen sie eine Länge von 4—5 cm; die Größe hängt außerdem von dem Grad der Ausdehnung ab, da die Wandungen stark dehnbar sind; das ausgedehnte Organ ist um das Doppelte länger als das kontrahirte. Bei der Eröffnung des Thieres präsentirt sich das Organ gewöhnlich in kontrahirtem Zustande. In einigen Fällen, besonders nach Betäubung des Thieres, gelang es mir das Exkretionsorgan in ausgedehntem Zustande zu beobachten. In diesen Fällen ist das Organ von einer Flüssigkeit erfüllt; unter dem Mikroskop fand ich in derselben kleine braun gefärbte Kügelchen, von denen ich weiter unten ausführlicher berichten werde. Zur Zeit der Reifung der Geschlechtsprodukte, im April und Mai, erscheinen die Exkretionsorgane vollkommen angefüllt mit reifen Geschlechtsprodukten. In diesen Fällen sind diese Organe sehr in die Länge ausgezogen und von milchweißer Farbe. Bei der geringsten Verletzung reißen die Wände durch, und aus dem Organ fließen Spermatozoen heraus.

Behufs genaueren Studiums des Organs ist es erforderlich, dasselbe an seiner Befestigungsstelle von der Körperwand abzuschneiden, auf einem Objektträger auszubreiten und unter dem Mikroskop zu untersuchen. Wie ich bereits erwähnt habe, bildet das vordere Ende eine kapuzenartige Verdickung, dicht hinter derselben, an der Stelle, wo das Exkretionsorgan sich an die Körperwand befestigt, findet sich ein schmaler Kanal, durch welchen das Organ mit der Außenwelt kommunicirt. In der Wand des Exkretionsorgans lassen sich dessgleichen leicht dicke Ring- und Längsmuskelfasern wahrnehmen, welche ein vollkommenes Netz bilden.

Das Vorhandensein von Geschlechtsprodukten und Blutkörperchen innerhalb des Organs weist darauf hin, dass das Organ mit der Leibeshöhle in Verbindung steht. Die zweite Öffnung zu finden ist jedoch sehr schwer, da die Wandungen des Organs durch braune Einschlüsse stark gefärbt erscheinen, wodurch die Beobachtung stark gehindert wird. Dadurch erklärt es sich, warum einige Beobachter, wie Brandt und Claparède, die Anwesenheit irgend welcher Kommunikation mit der Leibeshöhle leugneten; Brandt stützt sich unter Anderem auf den Umstand, dass bei Injektionen irgend einer

Färbesubstanz in das Organ, dieselbe in demselben verbleibt und nicht ausfließt. »Die beiden auf der Bauchfläche des Thieres nach außen mündenden braunen Schläuche besitzen keine innere in die Leibeshöhle führende Öffnung und können daher bei unserer Species keine Ableitungsorgane für die Geschlechtsprodukte sein; sie sind vielmehr als Exkretionsdrüsen zu betrachten.« Dass die injicirte Flüssigkeit nicht ausfließt, liegt jedoch, wie wir weiter unten sehen werden, nicht an der Abwesenheit einer Öffnung, sondern daran, dass dieselbe mit einer besonderen Klappe versehen ist.

Andererseits halten viele Beobachter die Meinung aufrecht, dass die Segmentalorgane mit der Leibeshöhle kommuniciren; zu diesen gehören: PETERS, SEMPER, JOURDAIN, THEEL, SLUITER u. A.

Von der Anwesenheit beider Kanäle kann man sich am leichtesten auf Längsschnitten durch den vorderen verdickten Theil des Organs überzeugen. Ein derartiger Schnitt ist auf Fig. 37, Taf. XX, abgebildet. Beide Kanäle sind hier gut wahrnehmbar; der eine (*z*) stellt die Kommunikation mit der Außenwelt dar, er dient zur Abfuhr der Exkretionsprodukte sowie der Eier und Spermatozoen nach außen. Dieser Kanal erscheint in Gestalt eines schmalen, runden Rohres, welches die Haut des Sipunculus in ihrer ganzen Dicke durchbohrt; er verläuft nicht senkrecht, sondern etwas schräg in der Richtung zum vorderen Körperende. Die Wände des Kanals sind von Epithelzellen ausgekleidet, auf die eine Menge Muskelfasern folgt. Das obere, in den Hohlraum des Exkretionsorgans einmündende, Ende ist trichterförmig erweitert. Das Epithel des Kanals geht auf die Wandungen des Exkretionsorgans über, wobei die Zellen sich allmählich in die das Organ von innen auskleidenden Exkretionszellen umwandeln.

Der zweite Kanal (*kr*), durch welchen das Exkretionsorgan mit der Leibeshöhle kommunicirt, ist neben dem ersteren gelagert, wie aus der Fig. 37 ersichtlich. Er ist spaltförmig und wird von der einen Seite von der Leibeswand, von der anderen von einer langen, muskulösen Platte (*ro*) gebildet; sein inneres Ende wird von zwei Wülsten (*fr* und *gi*) gebildet. Der ganze Kanal ist stark gebogen und bildet mehrere knieförmige Biegungen. Ungefähr in der Mitte des Kanals geht von einer Wand eine kleine schmale Platte (*kl*) ab, welche augenscheinlich als Klappe fungirt und den Austritt des Inhaltes des Organs in die Leibeshöhle verhindert.

Auf diese Weise kann nichts von dem, was in das Innere des Exkretionsorgans gelangt ist, zurück in die Leibeshöhle hindurchtreten,

in Folge des Vorhandenseins der eben beschriebenen Vorrichtung, und wird vermittels des Kanals (*z*) nach außen geleitet.

Die Wände des Kanals sind durchweg von Epithelzellen ausgekleidet.

Die Form des Kanals, seine Biegung, seine Lagerung und die Größe der Klappe ist überaus verschieden bei verschiedenen Thieren; bei den einen ist die Klappe in der Mitte, bei den anderen näher zum inneren Ende gelagert; bei einigen Exemplaren macht der Kanal zwei Biegungen, bei anderen drei und vier. Am auffallendsten ist es jedoch, dass bei einigen Exemplaren es mir durchaus nicht gelang den Kanal zu finden; dieses war vorwiegend bei recht kleinen und jungen Exemplaren der Fall. In Folge dessen ist es möglich, dass der Kanal sich nur zur Zeit der Reifung der Geschlechtsprodukte bildet und nur als Ausführungskanal für die Geschlechtsprodukte dient.

Auf Fig. 38, Taf. XX, ist ein Querschnitt durch die Wand des Exkretionsorgans abgebildet. Von außen ist das Organ von einem flachen Epithel mit Flimmerzellen ausgekleidet, auf welches Ringmuskeln (*cm*) folgen. Dieselben bilden keine zusammenhängende Muskelschicht, sondern verbinden sich zu einzelnen Bündeln, die in Abständen von einander angeordnet sind. Die Längsmuskeln bilden dessgleichen einzelne Bündel (*pm*) und liegen unter den Ringmuskeln, wobei sie weit ins Innere des Organs hineinragen. Es resultirt auf diese Weise ein Netz von Muskelbündeln.

Die Innenseite des Exkretionsorgans ist von besonderen Exkretionszellen ausgekleidet, die ihrem Aussehen nach an die chlorogenen Zellen der Würmer erinnern. Jede Zelle hat eine unregelmäßige Gestalt; ihr inneres, zum Hohlraum des Organs gerichtetes Ende ist sackförmig abgerundet.

Das Plasma der Zelle ist von einer großen Menge gelbbrauner Körner erfüllt; der kleine Kern liegt an der Basis der Zelle. An den Stellen, an welchen die Längs- und Ringmuskeln angeordnet sind, liegen die Exkretionszellen unmittelbar den Muskeln an, wie es deutlich aus der Fig. 38 hervorgeht. In den Zwischenräumen zwischen den Muskelbündeln liegen die Exkretionszellen dagegen einem flachen Epithel auf; von der Leibeshöhle sind sie in diesen Stellen nur durch die dünne Schicht der flachen Zellen getrennt und können leicht die Ausscheidungsprodukte aus dem Blut aufsaugen.

Wird von dem frischen Exkretionsorgan ein kleines Stück auf einen Objektträger gebracht und das Deckglas leicht aufgedrückt, so

lässt sich leicht feststellen, dass die sackförmig abgerundeten Theile der Zellen sich vom Zellkörper ablösen und frei herumschwimmen in Gestalt kleiner Kugeln. Sie bewegen sich langsam fort und drehen sich mit Hilfe von Wimpern. Dergleichen Kügelchen habe ich in der das Exkretionsorgan ausfüllenden Flüssigkeit sowie auf Schnitten beobachtet (*e* Fig. 38). Es ist möglich, dass auf diese Weise der Absonderungsprocess vor sich geht.

Die soeben beschriebenen Exkretionszellen ähneln den chlorogenen Zellen der Würmer nicht nur in der äußeren Form, sondern auch in ihren physiologischen Eigenschaften.

Wie bekannt, nehmen die chlorogenen Zellen vieler Würmer nach physiologischen Injektionen von Indigokarmin diese Substanz auf, wie es vielmals von vielen Beobachtern nachgewiesen worden ist. Dasselbe lässt sich auch bei Sipunculus nudus beobachten. Nach einer Injektion von Indigokarmin in die Leibeshöhle wird die gesammte Farbe rasch von den Exkretionsorganen absorbirt. Bereits einige Stunden nach der Injektion erscheinen die Exkretionszellen vollkommen von Indigokarmin erfüllt. Daraus geht hervor, dass die Exkretionsorgane von Sipunculus mit ihren den chlorogenen Zellen ähnelnden Elementen wenig Gemeinsames mit den Segmentalorganen der Würmer haben.

Es erübrigt uns nun noch die Frage zu lösen, welche Bedeutung der, das Exkretionsorgan mit der Leibeshöhle verbindende Kanal hat. Es ist wohl kaum anzunehmen, dass ihm irgend welche Bedeutung bei Absonderungsprocessen unnöthiger Substanzen aus dem Organismus zugesprochen werden kann. In diesem Falle würden mitsammt den unnützen Produkten auch die nützlichen Formelemente des Blutes abgeführt werden. Es müsste denn die unmögliche Voraussetzung gemacht werden, dass der Kanal selber fähig sei, die Absonderungsprodukte zu scheiden. Dagegen spricht auch folgende Beobachtung: wird ein Gemisch von Indigokarmin mit anderen Farben, z. B. mit Ammoniakkarmin oder Tusche injicirt, so gelangt in den Hohlraum des Exkretionsorgans nur Indigokarmin, welches nicht durch die Öffnung hineingelangt, sondern durch die Thätigkeit der Exkretionszellen. Würde das Indigokarmin durch den Kanal hindurchtreten, so müssten mit ihm auch die anderen Farbstoffe hineingelangen.

Wenn in Folge dessen der Innenkanal keine Beziehungen zu den Absonderungsprocessen hat, so dient er unzweifelhaft als Abführungsgang für die Geschlechtsprodukte. Nur durch ihn können die Geschlechtsprodukte aus der Leibeshöhle in das Exkretionsorgan

gelangen, woselbst sie zur Reifezeit in ungeheueren Mengen angetroffen werden.

Wie ist jedoch die eigenthümliche Thatsache zu erklären, dass nur zur Reifezeit die Geschlechtsprodukte in das Exkretionsorgan hineingelangen, während zu anderer Zeit, wenn sie in geringer Zahl vorhanden sind und leichter durch den inneren Kanal hindurchtreten könnten, dieselben in jenem durchaus nicht beobachtet werden? Auf diese Frage lässt sich meiner Meinung nach die Antwort nur folgendermaßen geben: Bis zur Geschlechtsreife funktionirt der Innenkanal des Exkretionsorgans gar nicht, er bildet sich allmählich. Nur zur Zeit der Geschlechtsreife erreicht er seine vollkommene Entwicklung und beginnt zu funktioniren; aus diesem Grunde finden wir nur zu dieser Zeit das Exkretionsorgan angefüllt mit Geschlechtsprodukten.

Blut.

Vor einem Jahr veröffentlichte ich eine kleine Abhandlung über den Bau der Blutelemente von Sipunculus nudus; die Abhandlung war jedoch ohne Abbildungen und zudem sehr kurz, so dass Manches unklar und unverständlich bleiben konnte. In demselben Jahre erschien eine kurze Bemerkung von Kunstler und Gruvel in den Comptes rendus und darauf in dem neuen Buch von Delage (Mesozoaires-Spongiaires T. II, 1ere Partie) ein ausführlicher Bericht nebst Abbildungen von den Beobachtungen Kunstler's und Gruvel's. Beide Autoren kommen zu Schlüssen, die den meinigen vollkommen widersprechen. Um so mehr ist es erforderlich, einige Nachträge und Erklärungen zu geben.

Das Blut von Sipunculus nudus ist ungemein reich an allerhand Formelementen. Neben weißen Blutkörperchen finden sich rothe Körperchen, welche, wie bei den Wirbelthieren, Beziehungen zur Athmung haben. Ihre Gestalt ist, bei der Ansicht von der Fläche, gewöhnlich vollkommen rund, auf Durchschnitten biskuitförmig (Fig. 64, Taf. XXII). In äußerst seltenen Fällen gelang es mir jedoch wahrzunehmen, dass die in der Regel runden Körperchen die allerverschiedensten Formen annahmen (Fig 64 *d*, *d*,,). Sie bestehen aus vollkommen durchsichtigem, von einer Hülle umgebenen, Protoplasma, mit einem Kern in der Mitte. Im Protoplasma lassen sich einige Vacuolen von verschiedener Größe beobachten; bisweilen fand ich statt der Vacuolen kleine rhombische Krystalle (Fig. 64 *c*,,). Nach Injektionen von Methylenblau oder Neutralroth in die Leibeshöhle eines lebenden Sipunculus vergrößerten sich die Vacuolen und füllten

sich mit Farbe an, während der Kern vollkommen ungefärbt blieb. Die Größe der rothen Blutkörperchen ist dessgleichen sehr veränderlich. Neben gewöhnlichen auf Fig. 64 *c*, *c*,, abgebildeten Körperchen werden nicht selten um das Mehrfache größere angetroffen (Fig. 64 *a*, *a*,, *a*,,). Der Kern dieser großen Blutkörperchen ist gewöhnlich stark verändert; er erscheint auf mehreren Stellen eingeschnürt (Fig. 64 *k*). Die eingeschnürten Stellen verdünnen sich und der Kern theilt sich in mehrere Stücke, welche neuen jungen Zellen den Ursprung geben.

Den interessantesten Theil des Blutes stellen die sog. Töpfchen dar, die seit langer Zeit die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt haben. Bis in die allerletzte Zeit hinein werden die widersprechendsten Schlüsse und Ansichten über den Bau und die Bedeutung derselben ausgesagt. Sie sind 1851 von KROHN entdeckt worden, der sie für parasitirende Infusorien hielt. KEFERSTEIN und EHLERS äußerten alsdann die Ansicht, dass die Töpfchen nicht Parasiten, sondern Elemente des Organismus seien. Ihre Ansicht wurde von BRANDT, RAY-LANKESTER und CUENOT angenommen. Gleichzeitig fuhren andere Autoren, wie VOGT und YUNG, FABRE-DOMERGUE, WAGNER, fort zu behaupten, dass die Töpfchen parasitirende Infusorien seien. FABRE-DOMERGUE zählte sie den echten Peritrichen zu und nannte sie Pompholyxia Sipunculi. So stand die Frage über die Töpfchen, als ich meine Untersuchungen begann. Ich wandte meine Aufmerksamkeit zunächst dem Bau zu. Gleich zu Anfang gelang es mir, mich davon zu überzeugen, dass ein Töpfchen aus zwei Zellen zusammengesetzt ist, in Folge dessen kein Infusorium sein kann. Der äußeren Gestalt nach erinnert es in der That an ein Töpfchen (Fig. 72, Taf. XXII). Der Körper desselben ist vollkommen durchsichtig und vermittels keines Fixirungsmittels und keiner Farbe gelang es mir innerhalb desselben eine Struktur zu eruiren. Die Öffnung des Töpfchen wird von einer Scheibe verdeckt, die sich mit Anilinfarben färbt. Am Rande der Scheibe liegen mehrere Reihen Wimpern, mit Hilfe derer sich das Töpfchen schnell bewegt. Der centrale Theil der Scheibe ist nach innen eingedrückt; an dieser Stelle liegt gewöhnlich ein ziemlich großer Kern mit gut färbbaren Chromatinkörnern. Dieser Kern ist sehr schwer wahrzunehmen, da die Wimpern und die ganze Scheibe sich stark kontrahiren und etwas färben. Am besten lässt sich die Struktur und die Lagerung dieses Kernes folgendermaßen studiren. Auf ein Objektglas wird ein Tropfen frischen Blutes von Sipunculus gebracht und demselben eine geringe Menge Methylgrünlösung mit 1%iger Essigsäure zugefügt. Mit dieser Flüssigkeit wird

nicht nur eine gute Färbung, sondern auch eine leichte Fixirung erzielt, was die Möglichkeit giebt, den Bau dieser zarten Organismen in allen Einzelheiten zu studiren.

Der zweite Kern ist seitwärts gelagert und von vielen Beobachtern beschrieben worden (Fig. 72, Taf. XXII). Er ist kleiner als der erstere und färbt sich intensiver mit Kernfärbemitteln.

Unterhalb der Scheibe von dem centralen, eingebogenen Theil derselben geht eine mehr oder weniger große Menge protoplasmatischer Masse ab; dieselbe stellt offenbar den aktiven Theil des Organismus dar. Von diesem Protoplasma ziehen feinste, kaum wahrnehmbare protoplasmatische Fortsätze, an welchen verschiedene Nahrungstheilchen, welche das Töpfchen in der Leibeshöhle findet, haften bleiben. Nach einer Injektion von Karmin oder Tusche oder einfacher noch nach Hinzufügung einer geringen Menge dieser Farbstoffe zu einem Tropfen frischen Blutes, bleiben die Farbstoffkörnchen äußerst bald an den Protoplasmafortsätzen des Töpfchens haften, wie es auf der Fig. 72 abgebildet ist. Es bildet sich auf diese Weise hinter dem Töpfchen ein vollkommener Schweif von Farbstoffkörnchen, der bisweilen zweimal länger ist als das Töpfchen selber. Ich habe die Beobachtung gemacht, dass diese Fangfähigkeit der Töpfchen sich stark verstärkt unter dem Einfluss von Injektionen verschiedener Fremdkörper. Bei Injektionen von gepulvertem Eiweiß oder von Bakterien, wurden dieselben eben so von dem Töpfchen aufgefressen und aufgelöst. Selbst bei normalen Verhältnissen, wenn keine Fremdkörper in die Leibeshöhle eingeführt sind, lässt sich fast stets wahrnehmen, dass eine größere oder geringere Anzahl Blutkörperchen, rother und weißer, des Sipunculus selber von den Töpfchen aufgefangen und verzehrt werden. Bei der Beobachtung eines lebenden Töpfchens unter dem Mikroskop im Verlauf einer halben bis ganzen Stunde kann man wahrnehmen, wie das Blutkörperchen aufgefangen und allmählich verdaut wird. Es nährt sich also offenbar das Töpfchen von den Blutkörperchen des Sipunculus selber. Diese Thatsache spricht, wie es scheint, am meisten zu Gunsten der Ansicht, dass wir es hier mit Parasiten zu thun haben.

Ich habe das Blut von einigen anderen Gephyreenarten untersucht, welche in der Bucht von Neapel anzutreffen sind, so bei Sipunculus tesselatus und Phymosoma granulatum.

Sipunculus tesselatus besitzt dieselben Töpfchen wie Sipunculus nudus; der ganze Unterschied besteht darin, dass bei dem Töpfchen des ersteren der zweite kleine Kern nicht seitwärts, sondern oben gelagert ist.

Phymosoma granulatum besitzt im Blut entsprechende Gebilde. Ihrer äußeren Form und ihrem Bau nach ähneln sie kaum den Töpfchen, nichtsdestoweniger unterliegt es keinem Zweifel, dass es vollkommen analoge Gebilde sind. Dieselben stellen kleine, mit Wimpern versehene, Organismen dar, die sich sehr schnell im Blut bewegen.

Von der Fläche betrachtet erscheint das Gebilde in Form eines unregelmäßigen Kreises (Fig. 68 *a*, Taf. XXII). Das Centrum nimmt eine, mit Wimpern versehene, Centralzelle ein, die der Scheibe des Töpfchens entspricht. Diese Zelle ist mit einem großen Kern versehen und besitzt in der Mitte eine Vertiefung; aus dieser treten Protoplasmafortsätze aus, an denen Karminkörnchen und Blutkörper haften bleiben, genau so, wie an den Töpfchen. Um die Centralzelle liegen kreisförmig kleine Zellen herum, mit körnigem Protoplasma und gut färbbaren Kernen, welche um das Zweifache kleiner sind, als der Kern der großen Zelle. Die Zahl dieser Zellen ist verschieden: bei einigen beträgt sie vier, bei anderen fünf, sechs sieben und mehr. In der Seitenansicht haben diese Organismen die Form einer kegelförmigen Mütze (Fig. 68 *a*).

Es stellen also die Töpfchen und die entsprechenden Elemente von Phymosoma vielzellige Gebilde dar, die nichts mit Infusorien gemein haben.

Es erübrigt nun, die wichtige Frage zu lösen, ob diese Gebilde Parasiten oder Blutelemente darstellen. Zu dem Zweck ist es erforderlich, ihre Entwicklungsgeschichte zu kennen.

Vor langer Zeit bereits haben Ray-Lankester und Cuenot diese Töpfchen an der Außenseite der Gefäßwandungen angeheftet gesehen und die Ansicht ausgesprochen, dass dieselben sich hier bildeten. Auch ich richtete meine Aufmerksamkeit zunächst auf diese Stelle. Ich fand in der That eine große Anzahl an der Wand der Gefäße sitzender Töpfchen, jedoch nicht von außen, sondern von innen; davon kann man sich leicht sowohl auf Schnitten durch das Gefäß als auch durch die direkte Beobachtung überzeugen. Da die Gefäßwandungen vollkommen durchsichtig sind, so sind die Töpfchen bereits auf den frischen Präparaten gut sichtbar. Wird die Gefäßwand in kleine Stücke zerrissen, so dass die Innenseite hervortritt, so sind die Töpfchen gut wahrnehmbar; dieselben sind hier an die Wand vermittels kleiner Füße angeheftet, wobei jedoch sämmtliche der Gefäßwand ansitzende Töpfchen ungleich entwickelt sind. Auf Fig. 65 sind verschiedene Stadien der Entwicklung der Töpfchen abgebildet.

Zunächst erscheint ein kleiner aus zwei Zellen bestehender Auswuchs, wobei jedoch bloß die eine Zelle den Auswuchs bildet, während die andere eine seitwärts angelagerte Flimmerzelle ist. Im folgenden Stadium nimmt der Auswuchs die Form einer Schale an, die Flimmerzelle umwächst ihren Rand und bildet die Scheibe der ausgebildeten Töpfchen. Darauf vergrößert sich die Schale, ihr Fuß verdünnt sich und das ganze Organ nimmt die Form eines Töpfchens an. Auf Fig. 67 habe ich mehrere an der Gefäßwand angeheftete Töpfchen in den allerjüngsten Entwicklungsstadien abgebildet; es ist hier gut sichtbar, wie die seitliche Flimmerzelle den Rand des runden Auswuchses umwächst. Sehr häufig kann man beobachten, dass auf dem Fuß an der Basis des Töpfchens sich eine Knospe bildet, aus welcher ein neues Töpfchen hervorgeht. Auf diese Weise bilden sich auf einem Fuß nicht selten mehrere Töpfchen, die sich auf verschiedenen Entwicklungsstadien befinden (Figg. 66 und 69, Taf. XXI).

Diese angehefteten Töpfchen sind durchaus gleich den frei in der Leibeshöhle schwimmenden, sowohl der Struktur nach als auch desswegen, dass sie Blutkörperchen und verschiedene Farbstoffe aufzehren. Injicirt man in das Gefäß eines präparirten lebenden Sipunculus eine kleine Menge Karmin, so wird dasselbe rasch von den angehefteten Töpfchen verzehrt, die dadurch selbst unter der Lupe gut sichtbar werden.

Jedenfalls unterliegt es keinem Zweifel, dass die Töpfchen sich aus Gefäßzellen und nicht aus irgend welchen fremden Keimen bilden. Da ich die Töpfchen Anfangs für Parasiten hielt, so bemühte ich mich vergebens, irgend welche Sporen aufzufinden, welche zwischen den Zellen der Gefäße eindringen könnten. Besonders klar ist die Herkunft der Töpfchen aus Gefäßzellen auf Querschnitten durch ein Gefäß (Taf. XXI, Fig. 60); hier ist es klar ersichtlich, dass die Füße der Töpfchen eine direkte Fortsetzung der Gefäßzellen darstellen.

Auf Grund der Entwicklung des Töpfchens lässt sich der Schluss ziehen, dass dieselben nicht fremde Organismen im Körper des Sipunculus sind, keine Parasiten, sondern echte Formelemente des Blutes. Von der Bedeutung derselben für Sipunculus, sowie von ihren Funktionen, habe ich bereits in meiner ersten Abhandlung berichtet.

Wenn nun das Töpfchen kein Parasit, sondern ein Formelement ist, wie lässt sich denn die Thatsache erklären, dass er die Blutkörper von Sipunculus verzehrt? In letzter Zeit verbreitet sich immer mehr die Ansicht, dass der Organismus ein großer und sehr kompli-

cirter Zellstaat sei. Wie nun im Menschenstaat ein Stand sehr häufig auf Kosten Anderer lebt, so wie in der menschlichen Gesellschaft sehr häufig ein erbitterter Kampf ums Dasein geführt wird, wobei der Stärkere den Schwächeren zu vernichten sucht, so wird es auch im Zellenstaat beobachtet. Dieses ist vor Allem klar geworden nach den bemerkenswerthen Entdeckungen von METSCHNIKOFF und seinen Schülern, die uns die Rolle der Phagocyten bei Altersatrophien, bei Degenerationen und anderen im Organismus verlaufenden Processen gezeigt haben.

Es erübrigt nun noch die Gründe zu analysiren, auf welche sich KUNSTLER und GRUVEL stützten bei der Behauptung, die Töpfchen seien Parasiten. Sie behaupten, dass die Töpfchen sich nicht bei allen Exemplaren von Sipunculus nudus vorfinden, in Folge dessen sie nicht für Blutelemente gehalten werden können; dasselbe führen VOGT und YUNG an: »Les urnes se trouvant en nombre très variable chez les différents individus (nous en avons même trouvé deux sur plus d'une centaine, ou elles faisaient entierement défaut) nous pensons que ce sont en effet des infusoires parasites, qui se logent et se développent dans la cavité générale.«

Ich habe mehr als dreihundert Exemplare untersucht, bei zwei oder drei fand ich Anfangs keine Töpfchen; als ich jedoch genauer untersuchte und das Blut aus verschiedenen Theilen des Körpers entnahm, fand ich mehrere abgestorbene, sich nicht bewegende Töpfchen und einzelne zerstörte Theile. Offenbar sind die Töpfchen vorhanden gewesen, doch in Folge irgend welcher Krankheitsprocesse vernichtet worden. Die Thatsache des Nichtauffindens der Töpfchen bei einem oder zwei Exemplaren auf Hunderte, bei denen dieselben beobachtet werden, kann nicht als Beweis für ihre parasitäre Natur gelten. Dessgleichen kann auch der Umstand nicht gelten, dass ihre Zahl nicht stets die nämliche ist. Wir wissen, dass die Zahl der weißen Blutkörper sich unter dem Einfluss verschiedener Bedingungen ändern kann und sie werden doch nicht für Parasiten gehalten.

Als weiteren Beweis für die parasitische Natur der Töpfchen führen KUNSTLER und GRUVEL an, dass bei der Auferziehung derselben im Uhrglas sie sich rascher entwickeln als im Körper. An und für sich kann diese Beobachtung nicht als Beweis für die parasitische Natur der Töpfchen gelten. Würden die Töpfchen von Sipunculus nudus in der That Parasiten sein, so müssten sie sich in natürlichen Verhältnissen, d. h. im Körper rascher entwickeln als außerhalb desselben. Ich selbst habe dessgleichen versucht, die

Töpfchen im Uhrglas aufzuziehen, hatte jedoch stets Misserfolge zu verzeichnen. Die Töpfchen lebten in der That recht lange (2 bis 3 Tage), doch konnte ich keine Vermehrung konstatiren. Im Gegentheil, die Töpfchen erschienen sehr bald geschwächt und starben ab.

Dessgleichen kann ich mich mit KUNSTLER und GRUVEL nicht einverstanden erklären hinsichtlich der Fortpflanzungsverfahren der Töpfchen. Die genannten Autoren berichten, dass unter der Scheibe besondere Geschlechtszellen auftreten, aus denen neue junge Töpfchen hervorgehen. Ich habe bereits darauf hingewiesen, dass unter der Scheibe sich stets eine große Zahl vielerlei Zellen vorfindet, welche von dem Töpfchen aufgefangen und verzehrt werden. Hier sind Leukocyten und rothe Blutkörperchen und sogar reife und unreife Spermatozoen anzutreffen. Wie ist es nun möglich, die Geschlechtszellen des Töpfchens von dieser Menge der allerverschiedensten Zellen zu unterscheiden, welche dem Töpfchen anhaften und einen kompakten Klumpen bilden?

Nicht alle Sipunculiden haben, wie bekannt, diese Töpfchen im Blute, oder diesen entsprechende freischwimmende Gebilde; es besitzt Sipunculus Gouldii, der von ANDREWS beschrieben worden ist, durchaus keine Töpfchen. ANDREWS beschreibt jedoch besondere Flimmergebilde in dem aufsteigenden Darmtheil von Sipunculus Gouldii; dieselben fehlen vollkommen dem Sipunculus nudus und entsprechen offenbar den Töpfchen: ANDREWS nennt diese Gebilde »pseudostoma«: »The pseudostoma form conspicuous objects over the outer surface of the ascending intestine appearing when alive as minute ciliated funnels imbedded amongst the chloragogen cells and suggesting opening into the digestive tract from the body cavity.« Weiterhin schreibt er: »each pseudostoma is merely a depression of the peritoneum, forming a blind funnel, partly filled by chloragogen cells and guarded along its protuberant lip by a peculiar ciliated cell«.

Am bemerkenswerthesten ist jedoch der Umstand, dass diese Pseudostoma nach Karmininjektionen in die Leibeshöhle dasselbe genau eben so aufzehren, wie die Töpfchen (p. 408).

Auf diese Analogie der Töpfchen mit den peritonealen Flimmerzellen weist auch SELENKA in seiner Monographie hin: »Die bei manchen Arten in dem Coelom schwimmenden einzelligen Töpfchen sind wimpernde Peritonealzellen, welche bei Aspidosiphon Mülleri vereinzelt dem Darm aufsitzen (SELENKA), bei Aspidosiphon Steenstrupii am Enddarm vorkommen (SLUITER) und von ihrer Ursprungsstelle gelegentlich abreißen.«

Cuenot drückt sich in Betreff derselben Frage folgendermaßen aus: »Mais, objectera-t-on, il y a des Phascolosomes (Phascolosoma elongatum et vulgare) qui sont totalement depourvus de ces organites. C'est très vrai, mais j'y trouve une confirmation remarquable de la fonction; en effet, chez ces espèces, les cils vibratils, formant de petits groupes isolés, sont incomparablement plus nombreux que chez les Phascolosoma varians et granulatum« (p. 603).

Diese Beziehungen im Vorhandensein der Töpfchen in der Leibeshöhle und der Anzahl verschiedener Flimmergebilde im Peritoneum, wie sie von vielen Beobachtern bezeugt worden sind, bekräftigen die Ansicht, dass die Töpfchen keine Parasiten, sondern Elemente des Organismus sind.

Neben den gewöhnlichen, oben beschriebenen Töpfchen findet man sehr häufig im Blut von Sipunculus nudus Gebilde, wie sie auf Fig. 70 abgebildet sind. Sie ähneln sehr den Töpfchen, sind jedoch zwei bis dreimal größer als dieselben. Der obere Theil ist etwas abgeflacht und hat die Form einer Mütze. An den Rändern sind Flimmer angeordnet, welche das gesammte Organ in langsame Bewegung versetzen. Im Centrum lässt sich deutlich ein großer Kern wahrnehmen. In anderen Fällen fand ich ähnliche, jedoch etwas veränderte Gebilde (Fig. 71). Der Rand, dem die Flimmer aufsitzen, ist stark verdickt. Unten findet sich eine Menge von Zellen. Bei Injektionen von Karmin oder Tusche werden die Farbstoffe rasch von diesen Gebilden aufgezehrt. Ob sie nun weitere Entwicklungsstadien der Töpfchen darstellen oder selbständige Gebilde, konnte ich nicht feststellen. Ihre Zahl ist im Vergleich zur Zahl der Töpfchen sehr gering; in einem Tropfen Blut fand ich ihrer eins oder zwei; in einigen Fällen fehlten sie vollkommen.

Außer den Töpfchen fand ich im Blute von Sipunculus nudus große Scheiben, welche von den französischen Autoren »vesicules enigmatiques« genannt werden (Figg. 62 und 63). Jede Scheibe besteht aus einer mehr oder weniger großen Anzahl einzelner Zellen, deren Grenzen besonders nach Behandlung mit Osmiumsäure gut sichtbar sind. Jede Zelle hat im Centrum einen in einer Vertiefung gelegenen Kern. In einigen Fällen fand ich in der Vertiefung keinen Kern, als wäre er im Stande auszufallen (Fig. 63 *kp*).

Neben großen, aus zwanzig bis dreißig Zellen bestehenden Scheiben, fand ich Scheiben, die aus vier, zwei und einer Zelle bestanden (Fig. 62). Aus letzteren entwickeln sich offenbar durch Theilung die großen vielzelligen Scheiben.

In sehr seltenen Fällen beobachtete ich im Blute von Sipunculus nudus kleine Infusorien (Fig. 61, Taf. XXI). Sie haben eine ovale Form, ihr Körper ist mit Wimperreihen besetzt; in der Mitte des Körpers liegt die Mundöffnung, unter derselben eine große pulsirende Vacuole. Im Centrum liegt der Makronucleus und der Mikronucleus.

Geschlechtsdrüse.

Die Geschlechtsprodukte entwickeln sich in einer kleinen, kaum wahrnehmbaren Drüse, welche an der Basis der Bauchretraktoren gelegen ist (Fig. 1 *og*). Diese Drüschen bilden einen kleinen Höcker, längs der Basis der genannten Muskeln; ihren Bau kann man nur auf Schnitten kennen lernen. Bei großen Exemplaren hat die Drüse die Form eines Bäumchens, welches mit der Basis den Muskeln ansitzt (Fig. 74, Taf. XXII). In der Drüse lassen sich leicht drei Typen verschiedener Zellen unterscheiden: an der Basis liegt eine Gruppe kleiner, runder Zellen, die sich durch ihre starke Färbung auszeichnen. Darauf folgt eine Gruppe von Zellen mit großen unregelmäßigen Kernen. Das Chromatin ist hauptsächlich am Rande des Kernes gelagert. Auf dem Gipfel des Bäumchens liegt die dritte Zellgruppe, die sich durch ihre regelmäßige runde Form unterscheidet. Derartige Zellen werden freischwimmend im Blute angetroffen. Aus ihnen entwickeln sich Spermatozoen und Eier, welche, wie bekannt, im Blute ausreifen. Bei jüngeren Sipunculi sind die Drüschen viel kleiner, ihrem Bau nach unterscheiden sie sich dessgleichen von den ersteren (Fig. 73, Taf. XXI). Statt dreier Zellgruppen sind hier nur zwei nachweisbar. Am meisten entwickelt ist die erste Zellgruppe, die aus runden Zellen besteht. Auf sie folgt die zweite Zellgruppe, welche nur aus einigen Zellen besteht.

Zum Schlusse möchte ich meinen tiefgefühlten Dank meinem Lehrer, Herrn Prof. ALEXANDER KOWALEWSKY ausdrücken, für seine beständige rege Theilnahme und die Aufmerksamkeit, welche er meiner Arbeit stets entgegenbrachte, sowie für die zahlreichen ertheilten Rathschläge. Diese Untersuchung wurde an der Zool. Station von Prof. A. DOHRN ausgeführt, und ich halte es für eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. DOHRN meinen innigsten Dank auszusprechen.

Herrn Prof. H. EISIG und auch Herrn Dr. LOBIANCO bin ich herzlich verbunden.

St. Petersburg, im März 1900.

Litteraturverzeichnis.

1. Andreae, Beiträge zur Anatomie und Histologie des Sipunculus nudus. Diese Zeitschr. Bd. XXXVI. 1882.
2. E. Andrews, Note of the Anatomy of Sipunculus Gouldii. Studies Biol. Lab. Johns Hopkins Univ. Vol. IV. Nr. 7. p. 389.
3. Apáthy, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitth. aus der Zool. Stat. in Neapel. Bd. XII. 1897.
4. Balbiani, Evolution des micro-organismes animaux et végétaux parasites. Journ. de Micrographie. XI. 1887.
5. A. Brandt, Anatomisch-histologische Untersuchungen über den Sipunculus nudus. Mém. de l'Acad. Imp. de St. Pétersbourg. 7. Sér. Tom. XVI. 1871.
6. Claparède, Recherches sur la structure des Annélides sédentaires. Genève 1873.
7. Cuenot, Études sur le sang et les glandes lymph. Arch. de Zool. exp. 2. Sér. No. 9.
8. Eisig, Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel.
9. Danielsen u. Koren, Gephyrea den Norske Nordhavs Expedition. Part. III.
10. Delages et E. Hérouard, Mesozoaires spongiaires. T. II. 1ere Partie.
11. E. Grube, Versuch einer Anatomie des Sipunculus nudus. Arch. f. anat. Phys. 1837.
12. Keferstein u. Ehlers, Zoologische Beiträge, gesammelt in Neapel. Untersuchungen über d. Anat. des Sipunculus nudus. Leipzig 1861.
13. A. Krohn, Über das Nervensystem des Sipunculus nudus. Müller's Arch. f. Anat. u. Phys. 1851.
14. Krukenberg, Vergleichend-physiologische Vorträge. Bd. I. 1886.
15. J. Kunstler et A. Gruvel, Recherches sur l'évolution des Urnes. Comptes Rendus. CXXIV. 1897.
16. —— —— Contribution à l'étude d'éléments spéciaux de la cavité générale du Phascolosoma. Comptes Rendus. T. CXXVIII. No. 8. 1899.
17. Kowalewsky, Sur les organes excréteurs chez les arthropodes terrestres. Travaux du Congrès intern. de Zool. à Moscou en 1892.
18. Jourdain, Recherches sur l'anatomie des Siponcles. Comptes Rendus. T. LXIV.
19. Et. Jourdain, Les corpuscules sensitifs et les glandes cutanés de Géphyréens inermes. Ann. des Sc. Nat. T. XII. 1891.
20. Meyer, Zur Anatomie der Sipunculiden. Diese Zeitschr. 1849.
21. Marion, Dragages au large de Marseille. An. d. sc. nat. T. VIII.
22. Ray Lankester, Histology of Sipunculus. Ann. of Nat. Hist. XI. 1873.
23. Selenka, Die Sipunculiden.
24. Shipley, On Phymosoma varians. Quart. Journ. of Microsc. Sc. Vol. XXXI.
25. —— Notes of the Genus Sipunculus. Proceed. of the Zool. Soc. of London. 1893.
26. Sluiter, Über die Segmentalorgane und Geschlechtsdrüsen einiger Sipunculiden. Zool. Anz. IV. 1881.

27. WARD, On some Points in the Anatomy and Histology of Sipunculus nudus. Bull. of the Mus. of Comp. Zool. at Harv. College. Vol. XXI.
28. VICTOR WILLEM et A. MINNE, Recherches sur la digestion et l'absorption intestinale. Livre Jubilaire dédié à CHARLES VAN BAMBEKE. 1899.
29. UEXKÜLL, Zur Muskel- und Nervenphysiologie von Sipunculus nudus. Zeitschrift f. Biol. Bd. XV.
30. S. METALNIKOFF, Das Blut und die Exkretionsorgane von Sipunculus nudus. Mitth. aus der Zool. Stat. zu Neapel. Bd. XIII.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemein gültige Figurenbezeichnungen:

ag, Analdrüsen;
al, Zellen, die Ammoniakkarmin aufnehmen;
ba, Vorwölbungen des Darmes auf der Grenze zwischen Hinterdarm und Rectum;
bi, Bindegewebe;
bm, Muskeln;
bn, Bauchnervenstrang;
bz, Wanderzellen;
c, Auswüchse des Hinterdarmes;
cag, Ausführungsgang der Analdrüse;
ch, Zellen des Exkretionsorgans;
cm, Ringmuskeln;
cn, Nerven des Rüssels;
co, Muskelring;
cu, Cuticula;
d, Darm;
di, fingerförmige Auswüchse des Gehirns;
div, Blindfortsatz;
du, Ausführungsgang einer Drüse;
en, äußeres Neurilemm;
ep, Epidermiszellen;
ex, Exkretionsorgan;
f, Drüsengruppe, welche in den Hautkanal hineinragt;
g, Ganglienzellen;
ge, Rinne im Darm;
gl, Drüsen;
gr, Verdickung des Bauchnervenstranges;
gz, Drüsenzelle;
h, Hohlraum des Sinnesorgans in den Tentakeln;
k, Kern;
ka, Kanal des Sinnesorgans;
kl, Klappe des inneren Kanals;
ko, Neurofibrillenkegel;
kr, der innere Kanal des Exkretionsorgans, welches dasselbe mit der Leibeshöhle verbindet;
le, Leukocyt;
ly, Drüse;
m, Mundöffnung;
mak, Makronucleus;
mgl, vielzellige Drüse;
mk, Mikronucleus;
mm, zweites Nervenpaar, welches die Retraktoren innervirt;
mo, Kopfganglion;
mr, Retraktor;
n, Nervenstrang;
nf, Neurofibrille;
nm, erstes Nervenpaar, welches die Retraktoren innervirt;
nn, inneres Neurilemm;
no, Nervenendigung in den Muskeln;
ns, Nervenfaser;
og, Geschlechtsdrüse;
om, Schrägmuskeln;
os, Sinnesorgan;
p, Darmepithel;
plz, flache Epithelzellen;
pm, Längsmuskeln;
po, Sinus in den Tentakeln;
pr, Faserscheidewand in der Drüse;
prv, Ausführungsgang des Blindfortsatzes;
pva, pulsirende Vacuole;

pz, gelbe vielkernige Zelle;
rz, runde Flimmerzelle;
rze, Radiärzellen;
sd, Nerven, welche den Darm innerviren;
si, Sinus;
sp, Muskel der Spirale;
sr, Gefäße;
st, Nervenfaser;
ste, Gefäßwand;
su, Zähnchen des Rüssels;
t, Tentakel;
tgl, Drüsenzelle aus den Tentakeln;
tn, Nervenfaser;
to, Töpfchen;
v, Hautkanäle;
va, Vacuolen;
wz, spindelförmige Zellen;
z, Ausführungsgang des Exkretionsorgans;
ze, Zellen des Blindfortsatzes;
zl, Zwischenzellen.

Tafel XVII.

Fig. 1. Sipunculus nudus.
Fig. 2. Der Darm von Sipunculus nudus.
Fig. 3. Querschnitt durch die Körperwand von Sipunculus nudus.
Fig. 4. Sinnesorgan und Drüse aus dem Schwanze.
Fig. 5. Zweizellige Drüse.
Fig. 6. Querschnitt durch die Körperwand des hinteren Körperendes.
Figg. 7 u. 8. Drüse aus dem hinteren Körperende.
Fig. 9. Längsschnitt durch den Rüssel.
Fig. 10. Das Epithel der Tentakel.
Fig. 11. Vielzellige Drüse.
Fig. 12. Junge Drüse.
Fig. 13. Querschnitt durch eine vielzellige Drüse.
Fig. 14. Sinnesorgan aus den Tentakeln.
Fig. 15. Wanderzelle aus den Darmwandungen.

Tafel XVIII.

Fig. 16. Querschnitt durch den Schlund und die Gefäße.
Fig. 17. Querschnitt durch den Hinterdarm an der Einmündungsstelle der Analdrüsen.
Fig. 18. Querschnitt durch die Körperwand.
Fig. 19. Darmepithel und Drüsenzellen.
Fig. 20. Querschnitt durch den Blindfortsatz.
Fig. 21. Sinnesorgan.
Fig. 22. Zellen des Blindfortsatzes.
Fig. 23. Gefäß und Nervenzellen, die sich in Methylenblau färben.

Tafel XIX.

Fig. 24. Querschnitt durch den Mitteldarm.
Fig. 25. Muskelfasern des Darmes in Methylenblau gefärbt.
Fig. 26. Querschnitt durch den Darm an der Einmündungsstelle des Blindfortsatzes.
Fig. 27. Epithelzellen und runde Flimmerzellen aus der Gefäßwand nach Silberbehandlung.
Fig. 28. Längsschnitt durch den Darm.
Fig. 29. Stück einer Analdrüse.
Fig. 30. Endabschnitt des Ausführungskanals der Analdrüse.
Fig. 31. Drüse aus der Gefäßwand.

Fig. 32. Querschnitt des Epithels der Tentakel.
Fig. 33. Epithel der Tentakel.
Fig. 34. Epithel aus dem Kanal des Sinnesorgans.
Fig. 35. Querschnitt durch den degenerirenden Blindfortsatz.
Fig. 36. Sinnesorgane und Drüsen des Schwanzes nach der Goldmethode von Ranvier.

Tafel XX.

Fig. 37. Querschnitt durch das Exkretionsorgan.
Fig. 38. Querschnitt durch die Wand des Exkretionsorgans.
Fig. 39. Längsschnitt durch das Rectum.
Fig. 40. Nervengeflecht im Rüssel.
Fig. 41. Gehirn und dessen Nerven.
Fig. 42. Nervenendigung aus dem Rectum. Färbung mit Methylenblau.
Fig. 43. Querschnitt durch den Rüssel. Nervenendigung im Muskel.
Fig. 44. Querschnitt durch die Tentakel und das Kopfende von Sipunculus nudus.
Fig. 45. Nervenendigung im Rectum.
Fig. 46. Neurogliazellen aus der Verdickung des Bauchnervenstranges.
Fig. 47. Querschnitt durch die Verdickung des Bauchnervenstranges.

Tafel XXI.

Fig. 48. Querschnitt durch das Kopfende von Sipunculus nudus.
Fig. 49. Längsschnitt durch das Gehirn.
Fig. 50. Querschnitt durch den Kanal des Sinnesorgans.
Fig. 51. Querschnitt durch das Sinnesorgan des Gehirns.
Fig. 52. Querschnitt durch das Gehirn.
Fig. 53. Ganglienzellen vom dritten Typus.
Fig. 54. Ganglienzellen vom zweiten Typus.
Fig. 55. Neurogliazelle.
Fig. 56. Bipolare Zelle.
Figg. 57 u. 58. Neurogliazellen.
Fig. 59. Ganglienzelle des ersten Typus.
Fig. 60. Querschnitt durch die Gefäßwand.
Fig. 61. Infusor aus der Leibeshöhle von Sipunculus nudus.
Figg. 62 u. 63. Scheiben aus der Leibeshöhle.

Tafel XXII.

I bis *VII A*, Längsschnitte durch das Gehirn. Mit den Zahlen sind die austretenden Kopfnerven bezeichnet. *a*, *b*, *c* und *kom* die verschiedenen Kommissuren.
Fig. 64. Rothe Blutkörperchen.
Fig. 65. Entwicklung der Töpfchen auf den Gefäßwandungen.
Fig. 66. Weitere Entwicklungsstadien.
Fig. 67. Töpfchen in der Vorderansicht.
Fig. 68. Flimmergebilde im Blute von Phymosoma granulatum.
Fig. 69. Töpfchen auf den Gefäßwänden.
Figg. 70 u. 71. Große Töpfchen.
Fig. 72. Ein Töpfchen von Sipunculus nudus.
Fig. 73. Junge Geschlechtsdrüse.
Fig. 74. Reife Geschlechtsdrüse.

Neue Untersuchungen über die Nerven der Muskeln mit besonderer Berücksichtigung umstrittener Fragen.

Von

Chr. Sihler, M. D. Ph. D. (John Hopkins)
(Cleveland, Ohio).

Mit Tafel XXIII und XXIV.

I. Aufgabe und Methode.

Obschon über die Struktur des Muskelgewebes und die Endigungen der Muskelnerven Untersuchungen von den bedeutendsten Histologen vorliegen, so giebt es doch noch viele Fragen, über welche noch keine Einigkeit erzielt worden ist. Ich nenne z. B. die Frage über die Lage der motorischen Nervenendigung, ob diese über oder unter dem Sarkolemm liege. Sehen wir in die neuesten Lehrbücher, so sagt SCHIEFFERDECKER, dass er und wohl die Mehrzahl der Forscher die Ansicht von KÜHNE vertreten, nach welcher die Endigungen unter dem Sarkolemm liegen, während KÖLLIKER in der letzten Auflage seines Lehrbuches bei seiner alten Auffassung bleibt, nach welcher beim Frosche und den Säugern die Nervenendigungen auf dem Sarkolemm liegen. Ferner, was die sensorischen und die Gefäßnerven der Muskeln betrifft, so ist das, was die Bücher über diese Punkte bringen, sehr unbefriedigend. Endlich vermisst man in einem der verbreitetsten Lehrbücher der Histologie sogar den Namen »Muskelspindel« überhaupt, obgleich diese Organe von so großer Verbreitung und physiologischer Wichtigkeit sein dürften, als die PACINIschen Körperchen in der Haut. Hieraus dürfte hervorgehen, dass die Methoden, die bei solchen Untersuchungen bisher angewandt worden sind, Thatsachen oder Präparate liefern, die eine aus einandergehende Interpretation zulassen, und mit so viel Schwierigkeiten verknüpft sind, dass die Demonstration der hierher gehörenden Strukturelemente nicht leicht und häufig ausgeführt werden kann, und

die eingehende Kenntnis dieser Organe nicht das Gemeingut Aller werden konnte.

Ob die Methode, die hier besprochen werden soll, zu der Lösung irgend einer streitigen Frage beitragen wird, muss dem Urtheile Anderer überlassen werden, sicher aber scheint es mir, dass die Demonstration vieler mehr oder weniger bekannter Strukturverhältnisse weniger schwierig, aber sicherer ist, als bei den bisher verwandten Methoden, und es scheint mir nicht unwichtig, dass histologische Theorien aus Anschauungen aus erster Hand gewonnen werden können, dass man sich möglichst wenig auf die Beobachtungen Anderer verlassen muss und je größer die Zahl der Beobachter auf einem Gebiet, um so größer wird die Zahl derer sein, die für die richtige Ansicht auftreten können, nachdem sie sich alle selber überzeugt haben.

Die Methode, die bei unseren Untersuchungen angewandt wurde, habe ich der physiologischen Gesellschaft von Berlin im Jahre 1894 mitgetheilt (Verhandl. d. physiol. Gesellschaft zu Berlin, 28. Juli 1894, p. 7—13, Fig. 1—3) und wurde dieselbe im Archiv für Anatomie und Physiologie (Phys. Abth. 1895, p. 202) veröffentlicht.

Da ich seitdem weitere Erfahrungen mit derselben gemacht habe, erlaube ich mir noch einige Bemerkungen über sie.

Die Methode besteht aus zwei, resp. drei Theilen: Der Maceration und der Färbung, resp. der Entfärbung.

Die Maceration, welche der Schwerpunkt der Methode genannt werden kann, hat den Zweck, einmal die Muskelfasern aufzulockern und dann die leimartigen Zwischensubstanzen, mögen sie geformt oder ungeformt sein, aufzulösen und also der Färbeflüssigkeit den Weg zu bahnen. Schon vor Jahren war es mir klar, dass man im Hämatoxylin ein treffliches Färbemittel für Nerven haben würde, wenn es gelänge, frische Gewebe damit zu färben. Legt man aber frische Muskelstückchen in eine Färbeflüssigkeit von Hämatoxylin, so kann die Flüssigkeit nicht eindringen, sondern setzt sich als eine schmierige Masse auf der Oberfläche der Gewebestücke fest. Nachdem ich durch Behandlung mit Borax gesehen hatte, dass ich auf dem rechten Wege war, kam ich endlich darauf, die verdünnte Essigsäure zu verwenden und erzielte über Erwartung gute Resultate.

Die Formel, die ich mitgetheilt hatte, bestand aus einem Theil gewöhnlicher Essigsäure, einem Theil Glycerin und sechs Theilen einer 1%igen wässerigen Chloral-Lösung, und das Thier, das ich bei meinen Untersuchungen verwandt hatte, war die Species des Frosches, die den populären Namen »bull-frog« hat. Dieses Thier scheint sehr

zähe und resistente Gewebe zu haben, denn ich fand, als ich den zarteren spitzschnauzigen, gefleckten Frosch zu meinen Untersuchungen verwandte, dass die angegebene Flüssigkeit bei Weitem zu stark war, auch dass ich die Gewebe der Flüssigkeit nicht so lange aussetzen durfte, kurz, dass hier ein milderes Macerationsverfahren am Platze gewesen wäre. Andererseits schrieb mir Dr. Batten aus London, dass er bei den Untersuchungen von menschlichem Muskelgewebe die Maceration auf mehrere Tage ausgedehnt habe. Aus diesem geht hervor, dass bei verschiedenen Thieren und verschiedenen Gewebstheilen das Macerationsverfahren, sowohl was Stärke der Flüssigkeit als Zeit der Anwendung betrifft, zu variiren ist und wird Jeder, der versteht, worauf es hier ankommt, leicht die nöthigen Modifikationen bei diesem Verfahren vornehmen können.

Anstatt der Chlorallösung habe ich auch natürlich schwächere Sublimatlösungen verwandt. Muskelgewebe, welches ich mit Sublimatlösung behandelt und dann nach der Färbung drei Jahre in Glycerin aufgehoben hatte, zeichnete sich dadurch aus, dass die Muskelfasern angenehm fest waren, und beim Zerzupfen in der schönsten Ordnung blieben. Das Sublimat hat den Vortheil, dass es die Muskeln etwas härtet, dagegen den Nachtheil, dass die Nervenendfasern ein wenig schrumpfen.

Was die Färbung betrifft, so sind meine Erfahrungen noch nicht ausgedehnt genug, dass ich sagen könnte, ob eine stärkere Flüssigkeit auf kürzere Zeit angewandt, oder eine schwächere auf längere Zeit, die besten Resultate giebt. Es kann sein, dass verschiedene Gewebe auch verschieden behandelt sein wollen. Sicher ist, dass es nicht wie bei der Goldmethode auf Minuten ankommt. Man wird gute Resultate erlangen sowohl bei kürzerer, als bei längerer Dauer des Verfahrens. Passt man den Zeitpunkt ab, wo die Gewebe noch nicht überfärbt sind, so ist eine Entfärbung nicht nöthig. In der That habe ich meine schönsten Präparate so erlangt, dass ich nicht überfärbt habe, sondern nachdem die Muskelstücke aus der Farbe genommen waren, dieselben in Glycerin legte, dem Borax reichlich zugesetzt war. Hierdurch erlangten sie eine mehr entschieden blaue Farbe, und alle Binde- und Kittsubstanzen waren vollends aufgelöst.

Bei längerem Verweilen in dieser Flüssigkeit wird die Muskelsubstanz selbst aufgelöst und kann man so Nervenendigungen auf mehr oder weniger leeren Sarkolemmschläuchen erzielen.

Die gefärbten Muskelbündel kann man auf unbestimmte Zeit in Glycerin aufbewahren und nach Belieben die weitere Untersuchung

vornehmen. Am besten entfärbt man bloß so viel von dem Muskelgewebe, als man zur Zeit verarbeiten will und kann dabei Essigsäure mit mehr oder weniger Glycerin verdünnt anwenden. Ich habe auf meinem Tische mit Borax gesättigtes Glycerin, mit welchem ich dann jeder Zeit die Wirkung der Essigsäure unterbrechen kann.

Bei der Anwendung der Methode ist also im Auge zu behalten, dass alle Leim enthaltenden Bindesubstanzen mehr oder weniger gelöst und aufgeklärt werden, und dadurch die protoplasmatischen Gewebselemente um so schärfer und deutlicher hervortreten.

Wer in dieser Eigenthümlichkeit einen Nachtheil sieht, wird der Methode nicht freundlich gesinnt sein, und immerhin ist zu bedenken, dass durch das Aufquellen kleine mechanische Veränderungen erzeugt werden können; freilich lange nicht so bedeutende als in umgekehrter Richtung etwa durch Alkohol hervorgebracht werden, doch glaube ich Kölliker so zu verstehen, dass er der Ansicht ist, dass durch seine verdünnte Essigsäure die feinere Struktur der Gewebe durchaus nicht leidet, welche Methode mit der hier angewandten ziemlich identisch ist. Zudem wirkt der Zusatz von Glycerin so, dass alle Veränderungen sehr langsam und allmählich vor sich gehen.

Dass meine Methode neben dem Gold und dem Methylen ihre Berechtigung hat, glaube ich behaupten zu dürfen und hebe ich zur Stütze dieses Satzes zwei Punkte hervor: Einmal ist die Methode leicht auszuführen und giebt, ich möchte sagen, fast ganz sichere Resultate. Um die Methode in dieser Beziehung auf die Probe zu stellen, bat ich einen meiner Schüler, der mit dem Mikroskop nur vom September bis Weihnachten etwa sechs Stunden die Woche gearbeitet hatte, nach geschriebener Anweisung ohne irgend welche andere Beihilfe nach dieser Methode Nervenendigungen aufzusuchen. Er brachte mir nach den Weihnachtsferien vollkommen gelungene Präparate, die sogar Formen von Nervenendigungen enthielten, die ich noch nie gesehen hatte. Und doch ist dieses ein Gebiet, von dem Kühne sagt, dass es zu den schwierigsten im Bereiche der histologischen Forschung gehöre. Dann schrieb mir Dr. Batten aus London, dass er im Archiv für Laryngologie gelesen habe, dass dort in einer Arbeit mitgetheilt sei, dass, nachdem der Autor vergeblich alle anderen Methoden durchprobirt hatte, er vermittels der »sehr empfehlenswerthen Methode« von Sihler befriedigende Resultate über die motorischen Nerven des Kehlkopfes erlangt habe.

Hier haben wir somit Beweise für die Leichtigkeit und Sicherheit meiner Methode. Dr. Batten selbst hat dieselbe schon seit

mehreren Jahren bei der Untersuchung der Muskelspindeln mit Erfolg verwandt und ist dieselbe für diese Organe besonders geeignet. Ferner hat die Methode den Vortheil, dass man größere Gewebsmassen in Arbeit nehmen kann, z. B. wenn man die Muskeln eines ganzen Frosches färben wollte, und dass auch die Gewebe nicht absolut frisch sein müssen, wie das z. B. bei der Gold- und Methylenmethode nöthig ist. So habe ich z. B. erfolgreiche Färbungen von Muskelspindeln erhalten, die in Schlangenmuskeln enthalten waren, welche einige Monate lang in einer Flüssigkeit, bestehend aus Chloral-lösung, Glycerin und etwas Alkohol, aufbewahrt worden waren. Sie dürfte daher für pathologische Zwecke besonders geeignet sein, wie Dr. Brauer das in seiner Habilitationsschrift über die toxischen Wirkungen des Quecksilbers auf die Nervencentren des Kaninchens erwähnt und da das gefärbte Material lange aufbewahrt werden kann, können solche Untersuchungen über längere Zeiträume ausgedehnt werden.

Eine Modifikation des Verfahrens zur Untersuchung der Spindeln wird bei der Besprechung dieser erwähnt werden.

Bei der Untersuchung der quergestreiften Muskeln stößt man auf dreierlei Nerven: 1) die motorischen, 2) die Nerven, die zu den Muskelspindeln gehen, 3) die Nerven, die zu den Gefäßen gehen, deren Funktion weiter unten besprochen werden soll.

II. Die motorischen Nervenendigungen und deren Lage.

Bei der Beschreibung der motorischen Nervenendigungen, die ich an der Hand der Zeichnungen vornehme, beginne ich mit einer Art von Nerven, die in den Lehrbüchern kaum erwähnt und, so viel ich weiß, nicht beschrieben worden sind, den sogenannten atypischen. Gegen diesen Namen möchte ich von vorn herein Protest einlegen, da die Form von Endigungen, die so bezeichnet wird, in ausgedehntem Maße beim Frosche vorkommt.

Betrachten wir Fig. 1 auf Taf. XXIII, so sehen wir, wie die Nervenfaser, die die Henle'sche Scheide in einer ziemlichen Entfernung von der Muskelfaser verlässt, sich theilt und dann links und rechts von der Theilungsstelle sich an die Muskelfaser anlegt. Rechts von einem Kern, der entschieden neben der Muskelfaser liegt, entfernt sich der rechte Zweig von der Muskelfaser, setzt sich dann wieder an die Muskelfaser an, wendet sich wieder ab, einen Bogen bildend, setzt sich dann wieder an die Muskelfaser an und bildet dann wieder einen Bogen, setzt sich noch einmal an, bildet einen

dritten Bogen, nach welchem, was von der Nervenfaser übrig bleibt, sich mit der Muskelfaser verbindet.

Im Anschlusse an diese Figur möchte ich auf folgende Punkte aufmerksam machen, nämlich dass Endfaser und Nervenendigung nicht identificirt werden dürfen. Denn wir erkennen an dieser Endfaser eben Strecken, die mit der Muskelfaser nicht verbunden sind, und solche, die mit der Muskelfaser Kontaktstellen bilden. Nach meiner Meinung sollten nur die Theile der Nervenfaser den Namen Nervenendigung erhalten, die auch wirklich mit der Muskelsubstanz in anatomische und physiologische Verbindung treten.

Die genaue Besichtigung einer solchen Endfaser zeigt auch, dass die Stellen, die mit der Muskelfaser in Berührung kommen, modificirt sind, indem sie breiter und dicker werden, sich tiefer färben und sich der Oberfläche der Muskelfaser anpassen, also Kontaktstellen bilden. Und wie ich noch öfters wiederholen werde, scheint es mir bei diesem Problem — nämlich wie das Muskelgewebe mit Nerven versorgt wird — darauf anzukommen, nicht Nervenendigungen zu finden, sondern Kontaktstellen nachzuweisen, die ja gar nicht nothwendigerweise immer am Ende einer Nervenfaser zu suchen sein möchten. Dann möchte ich noch betonen, dass der Kern entschieden neben der Muskelfaser liegt, und auch von einer Verknüpfung von Henle'scher Scheide mit dem Sarkolemm nicht die Rede sein kann.

Fig. 2 und 3, Taf. XXIII zeigt uns einen anderen Habitus der Nervenversorgung. Hier sehen wir von dem, was man eine Endfaser nennen kann, feine seitliche Zweige abgehen, die an ihren Enden kleine Füße oder Platten tragen, und diese Platten bilden also hier die Kontaktstellen des Nerven.

Ich konnte an den Präparaten durchaus nichts sehen, was einem erlauben würde, diese Endplättchen unter das Sarkolemm zu verlegen.

Interessant ist Fig. 4 auf Taf. XXIII.

Während in der vorigen Figur die seitlichen Endfäserchen von einer myelinfreien Nervenfaser abgehen, stammen dieselben hier direkt von einer myelinhaltigen, allerdings nicht sehr dicken Nervenfaser ab und sind noch auf kurze Strecken mit der Henle'schen Scheide umkleidet. Wenigstens gilt dieses für einen Theil der Fasern von *a* bis *b*, während von *b* bis *c* die seitlichen Endfäserchen nicht mehr mit der Henle'schen Scheide bekleidet sind und der Nerv auch immer dünner wird und zuletzt auch selbst auslaufend der Muskelfaser ansitzt.

Was die Lage des Kernes der Endfaser betrifft, so zeigt Fig. 17 auf Taf. XXIII noch viel deutlicher, als z. B. Fig. 1 auf Taf. XXIII, dass derselbe nicht mit der Muskelfaser in Berührung zu kommen braucht, geschweige dass er unter dem Sarkolemm liegt.

Wir sehen, dass derselbe mit einem solchen Theil der Nervenfaser verknüpft ist, die sich von der Muskelfaser abwendet, so dass eben ein ganz deutlicher Zwischenraum zwischen Muskelfaser und Nervenfaserkern zu sehen ist, ein Beweis, dass diese Kerne nichts mit der Funktion der Nervenendigung zu thun haben. Wäre das nämlich der Fall, so würde man gewiss die Kerne gerade an den Theilen der Nervenfasern finden, wo dieselben Kontaktstellen mit der Muskelfaser bilden. Dass die Kontaktstellen der Nervenfasern frei von Kernen sind, haben wir also gesehen und werden wir wiederholt sehen.

Sehr schön entwickelt sind diejenigen Theile der Nervenendfaser, welche die Kontaktstellen in Fig. 6, Taf. XXIII, bilden und bei der Dünne dieser Muskelfaser kann man besonders deutlich sehen, dass diese Endfäserchen oder Endplatten sowohl wie die Endkerne neben der Muskelfaser liegen. Ich behaupte, dass ein von keiner Theorie beherrschtes Auge an diesem Endapparate nichts sehen wird, was für eine Lage desselben unter dem Sarkolemm spricht. Dieselben sind gar zu deutlich auf der Oberfläche der Muskelfaser und ragen weit über dieselbe hervor, während doch das Sarkolemm eine eng anliegende Haut ist, die die Endfaser in das Niveau der Muskelfaser herabziehen würde.

In Fig. 5, Taf. XXIII, sehen wir an derselben Endfaser erstens eine längere Strecke von *a* bis *b*, die in ihrem ganzen Verlaufe wohl an ihrer Unterfläche mit der Muskelfaser in Berührung ist, was ich aus ihrer Breite erschließe, indem freie Nervenfasern dünner und runder sind.

Von *b* bis *d* aber sind es nur gewisse kurze Strecken der Faser, die punktförmige Kontaktstellen bilden, zwischen welchen die Nervenfaser frei liegt. Von *d* an nehme ich wieder Verlöthung zwischen Nerv- und Muskelfaser an.

Während die bisher beschriebenen Endigungen dem »Typischen« wenig ähnlich sehen, schon wegen des Mangels an Gabelung, so erinnern die beiden folgenden Bilder schon mehr an die Abbildungen der Lehrbücher, die sie bei der Beschreibung der Nervenendigungen beim Frosche bringen.

In Fig. 7, Taf. XXIII, sehen wir, wie die Nervenfaser, indem

sie mit der Muskelfaser in Berührung kommt, sich in zwei Theile spaltet. Die linke Endfaser setzt sich in toto der Muskelfaser an, aber an der rechten Endfaser sehen wir ganz andere Verhältnisse. Während die dem Muskel abgewandte Seite der Nervenfaser ganz gleichmäßig und glatt erscheint, sehen wir auf der der Muskelfaser zugekehrten Seite eine ganze Anzahl raupenfußartiger Vorsprünge, deren dem Muskel zugekehrtes Ende wieder dunkler gefärbt und mit der Muskelfaser verklebt ist, während die Zwischenräume zwischen diesen Füßen deutlich vom Rande der Muskelfaser abstehen, so dass hier freie Räume zwischen der Oberfläche des Sarkolemms und der Nervenfaser vorhanden sind. Wir hätten also principiell dasselbe, was die Fig. 1, Taf. XXIII, zeigt, bloß dass hier die abstehenden Bögen viel kleiner sind als dort der Fall war.

Diese kleinen Bögen sind bisher übersehen worden, scheinen mir aber sehr wichtig, denn sie beweisen, dass ein Theil der Nervenfaser bestimmt ganz frei oberhalb und außerhalb des Sarkolemms ist, und dass darum auch der übrige Theil der Nervenfaser dieselbe Lage hat.

Fig. 8 auf Taf. XXIII erinnert sehr in ihrem äußeren Habitus an die Nervenendigungen der Lehrbücher, indem eine dickere myelinhaltige Nervenfaser an die Muskelfaser tritt, und hier anscheinend ein typisches Endgeweih bildet und vier Endfasern *a*, *b*, *c*, *d* abgiebt. Die Endfaser *a* belehrt über die wahren Verhältnisse der übrigen Fasern, indem hier wieder nicht die ganze Endfaser mit der Muskelfaser verklebt ist, sondern wie auf dem vorhergehenden Bilde kleine seitliche Füßchen die Verbindung von Nerv und Muskel vermitteln. Da die drei anderen Endfasern auf der Muskelfaser liegen, so haben wir natürlich ein anderes Bild, indem die Füßchen sich hier als Verdickungen der Nervenfaser präsentiren, wie bei *c* in Endfaser *b* und *c* zu sehen ist. Endfaser *d* dagegen dürfte wegen ihrer Breite in ihrem ganzen Verlaufe als mit der Muskelfaser verklebt anzusehen sein, während bei *b* und *c* dieses nur der Fall ist an den sogenannten Verdickungen, die in Wirklichkeit umgelegte oder von oben gesehene kurze Ausläufer sind.

Die beiden eben beschriebenen Abbildungen scheinen mir besonders wichtig, weil sie so deutlich zeigen, was die »perlschnurartigen« Nervenendfasern für eine Bedeutung haben, und werfen eben hier die Endfasern, die man seitlich den Muskelfasern anliegend sieht, wiederum Licht auf die auf der Oberfläche der Muskelfaser befindlichen. Dieselben zeigen uns, dass die Verdickungen nur die

Kontaktstellen sind, indem zwischen denselben kürzere oder längere Strecken der Nervenfaser frei und außer Berührung mit der Muskelfaser sich befinden, so dass man es hier keineswegs mit Kunstprodukten zu thun hat.

Fig. 9, Taf. XXIII, zeigt uns wiederum eine reichliche Gabelung und nähert sich sehr dem Habitus der typischen Endigungen. Wenn wir sie aber genauer betrachten, so sehen wir, dass einige der Endfasern, wie *a*, *b* und *c*, breit sind, die übrigen aber einen geringeren Durchmesser haben, und wenn man sie genau betrachtet, auch kleine Bögen aufweisen, welche zeigen, dass die Nervenfasern auch hier nicht in ihrer ganzen Ausdehnung mit der Muskelfaser verklebt sind, sondern dass Kontaktstellen und freie Strecken mit einander abwechseln.

Endlich Fig. 10, Taf. XXIII, zeigt uns eine Nervenfaser, die in ihrer ganzen Ausdehnung Nervenendigung ist; also auf ihrer ganzen Unterfläche ohne Unterbrechung Kontakt bildet.

Im Großen und Ganzen dürfte es zutreffen, wenn ich behaupte, dass die Nervenendigungen, die aus feineren Fasern bestehen, bei genauer Besichtigung ebenfalls meine freien Stellen aufweisen, auch wenn sie in der Weise der Verzweigung der Fasern den Formen, die breitere Fasern haben, ähnlich sind. Es liegen eben hier verschiedene Typen vor, und es ist nicht daran zu denken, dass irgend eine Methode an dem Vorkommen dieser Formen Schuld ist. Jedenfalls hat Niemand vor mir auf diese Formen von Endigungen aufmerksam gemacht.

Wie ich schon erwähnt habe, besteht immer noch ein Streit über die Lage der Nervenendigungen und ist diese Frage hier zu besprechen. Ich glaube nicht anmaßend zu sein, wenn ich annehme, dass Jeder nach Untersuchung der Präparate, nach denen die Zeichnungen 1—10 gemacht sind, einfach sagen wird, dass die Nervenfasern auf den Muskelfasern, und nicht unter dem Sarkolemm liegen.

Auf den ersten Blick scheint die Frage von großer physiologischer Bedeutung, ob die Nervenendfasern unter oder über dem Sarkolemm liegen, und doch ist dieses bei genauer Überlegung nicht der Fall. Denn geben wir auch z. B. zu, dass die Nervenendfasern mit ihren Kernen vom Sarkolemm umschlossen werden, so ist zu bedenken, dass dadurch doch noch keine Berührung zwischen Nerven- und Muskelsubstanz zu Stande kommt, denn die Kerne an den Endfasern beweisen, dass deren Achsencylinder noch von einer Hülle, der Schwann'schen Scheide (die man auch sonst nachweisen kann), umhüllt sind und dass diese Haut ein recht zähes und eher derbes

Gewebe ist, weiß Jeder, der sich eingehend mit diesem Gewebe beschäftigt hat. Auch haben die Verfechter dieser Theorie keine bestimmten Kontaktflächen nachgewiesen, wie ich versucht habe es zu thun.

Umgekehrt ist, wenn man auch die Nervenendfaser auf das Sarkolemm verlegt, damit ein absoluter Kontakt von Muskel- und Nervensubstanz ja gar nicht ausgeschlossen, denn man könnte annehmen, dass unterhalb der Kontaktstellen der Nervenfasern feine Durchlöcherungen sowohl im Sarkolemm als in der SCHWANN'schen Scheide bestehen oder es könnten hier auch beide Membranen fehlen.

KÖLLIKER sagt in dieser Sache Folgendes: »Die große Mehrzahl der Untersucher hat sich für die Lage der motorischen Endfasern unter dem Sarkolemm ausgesprochen uud ist nicht zu leugnen, dass die Annahme einer unmittelbaren Berührung zwischen der kontraktilen Muskelsubstanz und den Nervenenden vom physiologischen Gesichtspunkte aus zusagender erscheint, als die einer Trennung beider durch das wenn auch noch so zarte Sarkolemm.«

Hier, meine ich, macht KÖLLIKER der widerstreitenden Ansicht eine Koncession, die nicht gemacht zu werden braucht, noch gemacht werden darf, da ja die erwähnte Möglichkeit des Kontaktes von Muskel- und Nervensubstanz, bei den morphologischen Verhältnissen von KÖLLIKER's Ansicht durchaus nicht ausgeschlossen bleibt.

Andererseits hat KÖLLIKER vergessen, den Gegnern entgegenzuhalten, dass auch bei ihrer Theorie noch eine sehr entschiedene Scheidewand zwischen Nerven- und Muskelsubstanz bestehen bleibt, nämlich die SCHWANN'sche Scheide, für deren Existenz die Kerne ganz bestimmt sprechen, und die, wie noch gezeigt werden wird, sehr derb und zähe ist.

Ich trete also in dieser Arbeit für die Ansicht von KÖLLIKER ein, dass die motorischen Endfasern der Nerven auf dem Sarkolemm liegen und habe versucht, durch eine vergleichende Betrachtung der verschiedenen Formen von Nervenendigungen beim Frosche diese Meinung zu erhärten, und hoffe, dass Jeder, der nach meiner Methode arbeitet, Präparate erlangen wird, die in ihm dieselbe Überzeugung erwecken.

Ich habe versucht zu zeigen, dass Strecken von Nervenfasern deutlich in Bögen von der Muskelfaser abstehen und dass kein Grund vorliegt, den Theil der Endfaser, der mit der Muskelfaser verklebt ist, unter das Sarkolemm zu verlegen. Dann habe ich an Präparaten mit kleineren Bögen und kürzeren freien Strecken gezeigt, dass auch

hier die freien Stellen beweisen, dass die Endfasern auf dem Sarkolemm liegen, und dass kein Grund vorhanden ist, diejenigen Formen von Endigungen, die ganz und gar Kontaktstellen sind, anders zu deuten, als die zuerst beschriebenen.

Dann kommen noch die Kerne in Betracht. Ich halte dafür, dass zur Lösung dieser morphologischen Frage, die Lage der Kerne von größter Wichtigkeit, wenn nicht entscheidend ist. Ich kann nicht annehmen, dass diese in den einen Fällen unterhalb des Sarkolemms liegen sollten, in dem andern auf demselben.

Es zeigen nämlich verschiedene Formen von Endigungen, dass die Kerne der Endfasern in einiger Entfernung von den Muskelfasern liegen, was beweist, dass auch in den Fällen, wo die Nervenendfasern mit den Muskelfasern eng ununterbrochen verklebt sind, ihre Kerne außerhalb des Sarkolemms liegen.

Betrachtet man eine Endigung auf einer Muskelfaser, so ist es unmöglich, etwas Entscheidendes zu sehen und kann ich meinerseits, nachdem ich jahrelang und Tausende von Nervenendigungen angesehen habe, nicht verstehen, wie man sagen kann, man könne sehen, dass die Schwann'sche Scheide in das Sarkolemm übergehe. Beide Gewebselemente kann man ja als solche nicht unterscheiden, man muss sich ihr Dasein erst indirekt beweisen. Sehen thut man doch nur die Umrisse der Muskelfaser und der Nervenfaser. Da aber gewisse Formen von Endigungen bewiesen, dass gewisse Theile der Endapparate in bestimmten Fällen sicher außerhalb des Sarkolemms liegen, würde ich es für einen logischen Fehler halten, diese Endigungen in anderen Fällen unterhalb des Sarkolemms zu verlegen, ohne durch Thatsachen dazu getrieben zu sein.

Vor mehreren Jahren veröffentlichte ich eine kleine Arbeit in den »Studies from the Biol. Laboratory of the Johns Hopkin's University« über die Lage der motorischen Endigungen, in der ich an mit Karmin gefärbtem Material die Ansicht von Kölliker zu stützen suchte. Vor kurzer Zeit aber hatte ich erst Gelegenheit die Arbeit von Kölliker aus dem Jahre 1863 über denselben Gegenstand zu lesen, in welcher er die Belege für seine Ansicht veröffentlicht und auf welche er sich in seiner letzten Publikation bezieht. Zu meiner Genugthuung fand ich, dass er die identischen Punkte hervorhebt, auf welche auch ich in meiner Arbeit Gewicht gelegt hatte, nämlich die drei folgenden:

Wir Beide, obschon wir nach verschiedenen Methoden gearbeitet hatten, wiesen darauf hin, dass wenn man leere Sarkolemmschläuche

erhält, und der Muskelinhalt aufgeweicht oder sonstwie entfernt ist, die Nervenendigungen doch unversehrt mit dem Sarkolemm verknüpft bleiben, was doch nicht leicht der Fall sein könnte, wenn nackte protoplasmatische Nervenfasern mit der Muskelsubstanz in intimen Kontakt gewesen wären. Dann machen wir Beide darauf aufmerksam, dass es Nervenendfasern giebt, die von einer Muskelfaser auf eine andere übergehen.

Endlich weisen wir Beide auf deutlich von der Muskelfaser abstehende Endfasern hin. Freilich war mir damals noch nicht ganz klar, dass die Endfaser in ihrer Ausdehnung auch Nervenendigung sein müsse. — Alle Autoren, die mir zu Gesicht gekommen sind, schließen sich der Ansicht von KÜHNE an, ohne weitere Beweise für dieselbe zu bringen. Wenn man aber bedenkt, dass diese Theorie schon aufgestellt wurde zu einer Zeit, in der die Methoden so ungenügend waren, dass HENLE'sche und SCHWANN'sche Scheide verwechselt werden konnten, so glaube ich, dass man den dargebotenen Beweisen mit Misstrauen begegnen darf.

Querschnitte von Eidechsenmuskeln nach meiner Methode gefärbt gelangen mir auf den ersten Versuch, während KÜHNE berichtet, dass ihm diese mit der Goldmethode nur nach großen Schwierigkeiten gelungen seien. Die Muskelbündel, die zu den Querschnitten verwandt waren, waren allerdings tief gefärbt und nachher nicht durch Essigsäure entfärbt; der Querschnitt der Endplatte war also schwarzblau. Ich könnte aber nicht sagen, dass mir solche Querschnitte irgend welche Beweise für die hypolemmale Theorie gebracht hätten, sie schienen mir für diese Frage indifferent. Hätte ich nicht aus anderen Gründen vom Sarkolemm und der Hülle der Endplatte gewusst, solche Querschnitte würden mir die Existenz solcher Strukturelemente nicht bewiesen haben. Ich glaube, dass Querschnitte von sehr schwach gefärbtem oder nur mit Karmin durchgefärbtem Material interessante Thatsachen demonstriren würden; leider fehlte mir die Zeit in dieser Richtung zu arbeiten.

Außerdem giebt es noch einen Beweis für die epilemmale Lage der Endigungen, der mir vollkommen gut erscheint, der es aber für Andere nicht ist, weil ich die Thatsachen, auf die es ankommt, nicht nach Belieben reproduciren kann.

Ich sagte mir, wenn die Endigungen auf dem Sarkolemm liegen, sollte es gelingen können, dieselben durch Hin- und Herschieben des Deckglases abzustreifen. In der That ist das mir auch geglückt und zeigt Fig. 27, Taf. XXIV, eine solche Endigung, welche theilweise

von der Muskelfaser abgestreift ist. Besonders schwerwiegend ist der Umstand, dass es eine Endfaser ist, die so weit aus ihrer ursprünglichen Lage gebracht wurde, dass dieselbe in rechtem Winkel über den Rand der Muskelfaser hervorragt. Endfasern so abzuziehen, wie das Präparat Fig. 27 es zeigt, halte ich für unmöglich, wenn dieselben unter dem Sarkolemm ihre Lage hätten.

Ich hatte in diesem Falle die Muskelfasern ziemlich stark mit Essigsäure behandelt und dann das Deckglas über die Endigung hin- und hergeschoben, doch kann ich nicht nach Belieben solche Präparate erzielen.

Ferner zerzupfte ich eine Masse Muskelgewebe, das ich anstatt mit Chlorallösung (siehe die Formel) mit verdünnter Sublimatlösung behandelt und mehrere Jahre aufbewahrt hatte, und fand, dass gar nicht selten die Endigungen in toto von den Muskelfasern abgezogen zwischen denselben lagen. Doch mag es immerhin sein, dass den Nervenendfasern Sarkolemmtheile angeheftet waren (siehe Fig. 26, Taf. XXIV).

Aber auch das würde für die epilemmale Theorie sprechen. Wären die Endfasern nackt und mit dem Muskelinhalt verklebt, so hätte ein Zug am myelinhaltigen Nerven ein leeres Stück Sarkolemm mit abheben sollen, die nackte protoplasmatische Nervenfaser wäre gewiss abgerissen und hätte ihre Lage auf dem Muskelfaserinhalt beibehalten. Lag aber die Endfaser auf dem Sarkolemm mit diesem verklebt, so müssten die Endfasern dem Zuge der myelinhaltigen Nerven folgen mit oder ohne Sarkolemmtheile, wie denn die Abbildung das zeigt.

Hier bietet sich auch die Gelegenheit, die Ergebnisse von Kühne zu besprechen, zu welchen er bei der Untersuchung der sogenannten atypischen Endigungen gelangt ist. Da es sich hier um kontroverse Punkte handelt, so erlaube ich mir auf diesen Punkt etwas ausführlicher einzugehen. Nachdem Kühne auf p. 27 erwähnt hat, dass diese atypischen Geweihe beim Frosche in der Zunge, den Kiefern, dem Kropfe etc. vorkommen und von Bremer beschrieben worden seien, fährt er fort:

»Betrachtet man dieselben mit hinreichend starken Vergrößerungen, so findet man darunter zahlreiche Fäden, in denen die vom Golde tief gefärbte Substanz wirklich unterbrochen ist und nur durch schwach gefärbte Stromabrücken zusammengehalten ist. Diese Formen sind es, die zu den beim Salamander, den Tritonen, den Schildkröten und auch bei den Vögeln häufigen Perlschnüren überleiten, die, wie

ich nicht zweifle, lauter Kunstprodukte sind, an die sogenannten trauben- und beerenförmigen Nervenenden erinnernd, aber doch von großem Interesse, weil sie zeigen, wie leicht die Axialkrumme bei manchen Thieren zerfällt. Der Beweis für diese Auffassung liegt auch hier darin, dass es nicht eben selten glückt, das Auftreten ganz zusammenhangloser Beerchen zu vermeiden und dafür durch feine dunkle Striche verbundene Ketten derselben zu erhalten.«

»Unter diesen perlschnurartigen hypolemmalen Fasern giebt es eine besonders merkwürdige, u. A. schon von Bremer abgebildete Form, die ich außer bei den Amphibien auch noch bei manchen anderen Thieren fand. Hier waren die Beeren auf große Strecken sämmtlich nach der Muskelsubstanz gerichtet und durch Fädchen verbunden, welche wie geschwungene Ranken in zierlichen Bögen nach außen ragen, so dass die Bögen aus dem Sarkolemm herauszuspringen scheinen.«

»Was das sei, erkennt man bei der Unke gut (vgl. Fig. 48 und 50), wo diese Gebilde besonders groß sind: es sind hypolemmale Fasern, mit ziemlich dicken, zu unvollkommenen Abschnürungen geneigtem Stroma, welche letztere das Sarkolemm völlig aufbrauchen und je einen Klumpen der axialen Substanz in den zwischen zwei von unten her einschneidenden Kerben enthalten. Über den Kerben erhebt sich der Axialfaden zum Bogen ganz dicht an den oberen hervorgewölbten Rand des Stroma, um zwischen den Kerben jedes Mal wieder zu einer Beere herabzusinken. Dass dieses Alles in Wahrheit unter dem Sarkolemm liegt, lehren solche Fälle, wie der von Fig. 51, wo man den ganzen geschlängelten Geweihast der Muskelsubstanz anliegend und tief unter dem in diesem Falle abgehobenen Sarkolemm sieht.«

Auch auf p. 23 spricht Kühne sich dahin aus, dass es sich hier um Kunstprodukte handelt. Seine Worte lauten nämlich folgendermaßen (p. 23): »Bei den Reptilien haben mehrere Beobachter geglaubt, eine besondere Art der Nervenendigung mit Beeren annehmen zu müssen, obgleich schon Ranvier vor Täuschungen durch künstliche, der Goldbehandlung zuzuschreibende Formänderung bei dieser Gelegenheit gewarnt hatte. Die beerenförmigen Nervenenden sind in der That Kunstprodukte. Denn wenn es auch in den frischen Muskeln der Schlangen und Blindschleichen viele Geweihe mit lappigen und blattförmigen Enden giebt, so kommen doch keine mit so dünnen Stielen und so dicken Beeren vor, wie in den Goldpräparaten etc. etc.«

Dann bespricht Kühne diesen Gegenstand abermals unter der

Überschrift: »Atypische Geweihe« auf p. 65 und dürfte von dem, was KÜHNE dort sagt, uns Folgendes interessiren: »Beim Frosche sind die atypischen Geweihe zuerst W. KRAUSE als eine Gabe der COHNHEIMschen Goldmethode zugefallen, später in ihrer ganzen Mannigfaltigkeit unter WALDEYER's Leitung von BREMER wiedergefunden.«

Der Letztere fand auch die von ihm als doldenförmig bezeichneten Formen und belegte dieselben mit zahlreichen Abbildungen, deren Richtigkeit ich durchaus bestätigen kann. In diese Mannigfaltigkeit wird die Zukunft erst Ordnung zu bringen haben, der auch die Aufklärung des merkwürdigen Umstandes vorbehalten bleibt, wesshalb die atypischen Geweihe vorwiegend an den Zungen-, Kiefer- und Brustmuskeln (mit Ausnahme des Brusthautmuskels) und ziemlich selten in den übrigen Muskeln, namentlich in den größeren der unteren Extremität vorkommen.

Wir sehen aus den angeführten Sätzen, dass KÜHNE eine ganz andere Auffassung dieser Gewebsformen hat, als die ist, die in dieser Mittheilung vertreten wird. KÜHNE erklärt dieselben als Kunstprodukte und betrachtet sie als gewöhnliche Endigungen, die durch das Gold starke Veränderungen erlitten haben. Er behauptet auch speciell, dass dieselben unter dem Sarkolemm liegen, welche Behauptung nicht gut zu verstehen ist, da für den unbefangenen Beobachter die hier sich bildenden durchaus über dem Sarkolemm liegen. Sollte aber wirklich das Gold solche intensive Veränderungen hervorbringen, so wären ja doch wohl die Leistungen desselben mit Misstrauen anzusehen. Während also KÜHNE in diesen atypischen Geweihen eine Art Misserfolg seiner Methode sieht, habe ich immer in diesen hier in Betracht kommenden Formationen die glänzendsten und am meisten befriedigenden Leistungen meiner Methode gesehen und ich konnte nicht anders, als mit Dankbarkeit der Methode gedenken, die solche scharfe, ja geradezu elegante Bilder mir darbot, welche nicht im entferntesten an Kunstprodukte erinnerten, und nie hatte ich als Histologe einen größeren Genuss, als bei der Betrachtung dieser Präparate.

Es scheint mir aber, dass KÜHNE in der Behandlung dieser Frage nicht konsequent ist, und dass seine Auffassung, dass es sich hier um Kunstprodukte handelt, durch seine eigenen Worte entkräftet werden kann. KÜHNE sagt nämlich, dass diese atypischen Geweihe besonders am Kopfe, der Zunge, den Brustmuskeln etc. gefunden werden. Nun ist aber doch kein Grund vorhanden, um anzunehmen, dass die Goldmethode gerade auf diese Muskeln es abgesehen und

hier solche Verwüstungen angerichtet habe. Viel wahrscheinlicher ist es doch, dass es sich wirklich hier um andere Gewebsformen handelt. KÜHNE sollte, meine ich, die Theorie aufgeben, dass das Gold Kunstprodukte erzeugt und nicht eine besondere Klasse von Nervenendigungen zu Kunstprodukten oder misslungenen Präparaten machen.

Ferner giebt KÜHNE an, dass bei der Formation von Beeren, die, wie ich KÜHNE verstehe, durch Gerinnungen seines Axoplasmas entstanden zu denken sind, diese immer nach den Muskelfasern gerichtet sind, was doch nicht wohl der Fall wäre, wenn es sich um Kunstprodukte handelte, und warum sollten wir die Bögen, die sich dem Auge gar zu deutlich als über dem Sarkolemm liegend darbieten, nicht auch wirklich in Gedanken dorthin verlegen? KÜHNE giebt das ja auch zu.

Dann ist noch zu erwähnen, dass diese »atypischen« Nervenendigungen in vielen, ja den meisten Fällen nicht direkt von myelinhaltigen Nervenfasern abgehen, sondern oft von nackten Nerven, welche die Muskelbündel epheuartig durchziehen, ja oft bestehen schon die Nervenbündel, aus denen sie schließlich hervorgehen, aus Nervenfasern, die keine RANVIER'schen Einschnürungen mehr zeigen, also ganz oder fast ganz myelinfrei sind, und wird KÜHNE gewiss nicht so weit gehen, dem Golde auch solche Einflüsse auf Nervenfasern und Nervenbündel zuzuschreiben.

Während also unsere Ansichten über diese Gewebsformen durchaus aus einander gehen, so treten auch in den belegenden Präparaten einige Differenzen hervor. So zeichnet in Fig. 50 KÜHNE die Vorsprünge an den Nervenendfasern, die er Endbeeren nennt, so dass dieselben beerenförmig, und an der gegen die Muskelfasern zugewandten Seite abgerundet erscheinen, während in meinen Zeichnungen die dem Muskel zugekehrte Seite (Kontaktstelle) immer abgeflacht erscheint.

Ob nun die Gold- oder die Essigsäure-Hämatoxylin-Methode mehr naturgetreue Präparate liefert, muss ich die Zukunft entscheiden lassen. Ich glaube, dass Jeder, der, wie er es mit Hilfe unserer Methode mit leichter Mühe thun kann, sich aus der Froschzunge oder anderen Muskeln vom Hals und Arm diese Gewebsformen zur Anschauung bringt, zu der Überzeugung kommen wird, dass es sich hier nicht um Kunstprodukte handelt, und dass die Bögen, die sich hier bilden, über dem Sarkolemm liegen, und dass es ihm unmöglich

sein wird, nachzuweisen, dass an den Kontaktstellen das Sarkolemm über die Nervenfaser gezogen ist.

Leider war ich gezwungen, meine Abbildungen in reducirtem Maßstabe wiederzugeben. Hätte ich mir so viel Raum zu meinen Figuren gönnen können, wie KÜHNE in seiner großen Arbeit, so würden meine Bilder mehr als es jetzt der Fall ist, für die Richtigkeit meiner Ansicht auftreten.

In Fragen dieser Art müssen eben schließlich Präparate entscheiden.

Wäre es mir nur vergönnt gewesen, den Lesern dieses Aufsatzes etwa Fig. 17, Taf. XXIII zu demonstriren! Diese Abbildung lässt der Schönheit des Präparates keine Gerechtigkeit widerfahren, da ich sie selbst, obschon kein geübter Zeichner, fertigen musste. Man sieht hier Endfasern auf den Muskelfasern liegen mit Verdickungen, die durch feine Fasern verbunden sind; was aber diese Verdickungen zu bedeuten haben, zeigen die Endfasern, die seitlich an die Muskelfasern sich ansetzen, mit ihren Gruppen von Füßchen oder Plättchen. Dass die Nervenendfasern nicht unter dem Sarkolemm liegen, dürfte deutlich sein, würde aber in einer Abbildung, die der wirklichen Vergrößerung entspräche, noch deutlicher werden. Ich sehe freilich auch alle »Verdickungen« auf der Muskelfaser als eben solche Füßchen an, die sich seitlich an die Muskelfaser ansetzen.

Dann mache ich noch aufmerksam auf die Thatsache, dass die Endfasern von myelinfreien Nervenfasern abgehen. Ich kann durchaus nicht einsehen, warum man es hier mit Kunstprodukten zu thun haben soll. Ehe ich zu einem neuen Gegenstande übergehe, erlaube ich mir auf einige Punkte in der Arbeit von BREMER einzugehen, der wir hauptsächlich die Kenntnisse über die epheuartigen (atypischen) Nerven der Muskeln verdanken. Gezwungen, abgeschlossen von der histologischen Litteratur, zu arbeiten, war ich der Meinung, etwas Neues entdeckt zu haben, als ich diese epheuartigen Nerven selbständig in der Zunge und in anderen Muskeln des Frosches aufgefunden hatte. Ich wurde aber eines Besseren belehrt, als ich die Arbeit von BREMER in die Hände bekam.

Erstaunt war ich jedoch, als ich nach Durchmusterung der naturgetreuen Abbildungen die Arbeit selber las und auf folgenden Passus kam: Auf p. 194 stellt nämlich BREMER nach Beschreibung dieser Nerven die folgende Frage auf: Sind die markhaltigen Nerven der zweiten Ordnung und die blassen Fasern an den Skelettmuskeln sensible Nerven?

Bremer ist also im Unklaren darüber, ob er hier sensible oder motorische Nerven vor sich hat, obgleich er in der Arbeit selber weder unbewusst noch bewusst Gründe für die sensible Natur dieser Nerven aufbringt. Die folgende Überlegung beweist, dass diese Nerven motorische sind. Einmal wären ganze Muskelgruppen, wie z. B. Theile der Zunge, die Muskeln des Auges, viele Bündel oder Theile von solchen in der vorderen Extremität gar nicht mit motorischen Nerven versorgt, da an sie, wie man mit Hilfe unserer Methode leicht nachweisen kann, gar keine anderen Nerven herantreten als eben die besprochenen. Zweitens habe ich hoffentlich weiter oben in diesem Aufsatze nachgewiesen, dass wir Übergänge von den doldenförmigen Endigungen bis zu den typischen Endigungen der Lehrbücher nachweisen können und bei der Untersuchung von manchen Muskelbündeln finden wir eine Anzahl von Fasern mit allerdings meist kleinen Geweihen versorgt, während andere dicht daneben liegende durch die epheuartigen myelinfreien Nervenverzweigungen versorgt werden. Kurz, es ist kein Grund vorhanden, die motorische Natur dieser Nerven eher zu bezweifeln als die der gewöhnlichen, in den Büchern beschriebenen motorischen Endigungen. Ich vermuthe, dass auch Sachs bei der Nachforschung nach sensorischen Muskelnerven auf solche myelinfreie motorische Nerven gestoßen ist, die er eben einfach wegen ihres von den typischen Nerven abweichenden Charakters als sensorische angesprochen hat. Immerhin könnten es auch Gefäßnerven gewesen sein, da sich diese beiden Arten, wenn sie nicht auf ihr Auslaufen verfolgt werden, nicht unterscheiden lassen.

Dann hätte ich auszusetzen, dass Bremer keinen Unterschied macht zwischen den verschiedenen Formen von Endgeweihen, sondern sie alle gleichmäßig unter dem Sarkolemm endigen lässt. Es ist ihm mit seiner Methode nicht gelungen, diejenigen Formen richtig zu deuten, die nach Kühne Kunstprodukte sind, wo die Endfaser eine Abwechslung von dickeren Partien (Kontaktstellen) und dünnen Fäserchen darbietet.

Während Bremer nicht umhin kann, die großen Bögen an Terminalfasern, die von einer Kontaktstelle zu der anderen sich begeben, außerhalb des Sarkolemms zu verlegen, ist es ihm entgangen, dass es auch solche Terminalfasern giebt, wo eben diese Bögen nur sehr klein sind und eben so wenig unter das Sarkolemm gehören als die größeren Bögen. Zwar meint er, wo die Bögen wohl zu widerspenstig waren, um unter das Sarkolemm gesteckt zu werden, dass in manchen Fällen das Sarkolemm zerrissen gewesen sei, und

die Faser so ins Freie habe treten können — (sie hätte ja aber doch mit dem Muskelfaserinhalt verklebt gewesen sein sollen). Ich muss dieses aber durchaus in Abrede stellen, da ich bei ganz unversehrten Muskelfasern, bei einer Profilansicht der Endigungen, d. h. wo der Nerv seitlich an der Muskelfaser, nicht auf derselben liegend, sich dem Auge darbot, unzählige Male ganz minimale Bögen frei über dem Sarkolemm hervorragend gesehen habe. Würde ich dieselbe Endfaser auf der Muskelfaser haben liegen sehen, so hätte ich nur dickere und dünnere Stellen der Endfaser vor mir gesehen. Bremer hat sich somit das Wesen der Kontaktstellen nicht klar gemacht. Vielleicht sind mir diese Thatsachen desswegen besonders klar vor Augen getreten, weil durch meine Methode alle Kittsubstanzen aufgelöst werden und so die Nervenfasern klar und scharf dem Auge sich darbieten und möchte ich die Vermuthung aufstellen, dass das Gold eben so wie die epitheliale Zwischensubstanz, auch die Kittsubstanzen dunkel färbt. So erkläre ich die breiten Bilder von Nervenendfasern in den Abbildungen von Kühne und den Umstand, dass diese kleinen und zarten Bögen Bremer entgangen sind.

Ich bin somit der Meinung, dass, wenn auch Bremer diese atypischen Nerven dem histologischen Wissensschatze einverleibt hat, doch meine Methode den Anspruch erheben darf, die richtige Deutung der varicösen Endfasern nachgewiesen und das richtige Verständnis für das, was wirklich Nervenendigung (resp. Kontaktstellen) sind, angebahnt zu haben.

Bremer verlegt auch mit Kühne die Endigungen der Nerven unter das Sarkolemm. Mit folgendem Satze jedoch zieht er Allem, was er zu Gunsten dieser Hypothese angiebt, jede Beweiskraft unter den Füßen weg. Er sagt nämlich: »Wie sich letztere (die Schwann-sche Scheide) zum Sarkolemm verhält, darüber fehlen mir sichere Erfahrungen.«

Wer über die Lage der Endfasern ins Klare kommen will, muss vor allen Dingen über das Schicksal der Henle'schen und Schwann-schen Methode aufs genaueste unterrichtet, und darüber ins Klare gekommen sein.

Bremer behauptet auch, dass eine besonders intime Verbindung der Zwischensubstanz der Muskelfaser und der Nervenendfaser bestehe.

Freilich kann man für diese Ansicht oft genug Präparate bringen, die zu zeigen scheinen, dass eine solche Verbindung besteht, in denen

die Nervenfaser in eine grobe Faser der GERLACH'schen intramuskulären Substanz übergeht, aber viele andere Präparate, die zeigen, wie die ganze Kontaktfläche des Nerven sich indifferent, sowohl an kontraktile Substanz und Zwischensubstanz (das Sarkoplasma) anlegt und beweisen, dass die anscheinende Fortsetzung von Nerv in Muskelsubstanz (Sarkoplasma) eben eine nur scheinbare ist.

Würde die Ansicht von BREMER, die sich so ziemlich (wenigstens was histologische Thatsachen betrifft) mit der von GERLACH deckt, die richtige sein, so würde man gewiss an der Stelle, wo Nerv und Muskel zusammentreffen, eine so deutliche, gewiss charakteristische Modifikation des Muskelgewebes finden, dass über solche Verhältnisse keine Zweifel aufsteigen könnten. Anstatt dessen sehen wir, dass der Nerv die Muskelfaser an irgend einer beliebigen Stelle trifft, und oft ganz unscheinbare und geringfügige Berührungsflächen in Anwendung kommen. Während z. B. bei mehreren benachbarten Muskelfasern die einen in ihrer Mitte vom Nerven getroffen werden, wird eine dritte Muskelfaser nahe am Ende berührt.

Während der Abfassung dieser Arbeit kam mir die Arbeit von HUBER und DEWITT über Muskelspindeln und motorische Nerven der Muskeln zu Gesicht (Journal of Comp. Neurology, Vol. V, No. 3, 4), in welcher die Verfasser auch für die Ansicht von KÜHNE eintreten, und eine Mittheilung machen, die sehr entschieden für die KÜHNEsche Theorie hätte verwandt werden können, doch scheint ihnen die Wichtigkeit ihrer Entdeckung nicht recht zum Bewusstsein gekommen zu sein. Die allerdings sehr auffallende Entdeckung, die diese Forscher gemacht haben, ist die, dass die »hypolemmalen« Fasern der motorischen Nervenendigung des Frosches frei von Kernen sind. Um diesen Forschern nicht Unrecht zu thun, führe ich ihre eigenen Worte an. Sie lauten (p. 183): »In our sections we have recognized the nuclei described by KÖLLIKER, RANVIER and others, which form part of what is regarded as the hypolemmal portion of the axiscylinder. The nuclei in question are described by KÖLLIKER as the nuclei of the sheath of SCHWANN accompanying the ramification of the axiscylinder. That the terminal branches of the axiscylinder are not invested with a continuation of the sheath of SCHWANN we have already tried to show, such nuclei if present could not therefore be regarded as nuclei of this sheath. In our sections nuclei are sometimes found very near one or the other of the hypolemmal branches of the axiscylinder as Fig. 12 may show. The differential staining used by us and the use of the micrometer screw of the microscope enable

us to state, that such nuclei are not a part of the terminal branches, but are always more or less distinctly separated from them. Such nuclei have no doubt been interpreted as nuclei of the hypolemmal branches in gold preparations, where such differentiation is not always possible.«

In früheren Zeiten machten diese Kerne der hypolemmalen Theorie keine größeren Schwierigkeiten. Man konnte sie ja als zum Achsencylinder gehörig ansehen. Wenn aber die neuere Lehre richtig ist, dass die Nervenfaser ein Spross einer Nervenzelle im Gehirn oder Rückenmark oder sonst wo liegend ist, und vom Zellenkern her beeinflusst wird, so können die Kerne an den Terminalfasern doch wohl nur der Hülle des Nerven, der SCHWANN'schen Scheide, zugeschrieben werden, und da diese Kerne an den Terminalfasern durchaus den Kernen an den feinen sensorischen und motorischen Nerven, die man z. B. in der Froschzunge findet, gleichen, so ist kein Grund vorhanden, warum nicht die Endfasern ihre SCHWANN-sche Membran mit den zugehörigen Kernen haben sollten.

Diese Kerne aber werden gewiss der hypolemmalen Theorie den Todesstoß versetzen, denn die Kerne beweisen die Existenz der SCHWANN'schen Scheide. Umhüllt die SCHWANN'sche Scheide den Achsencylinder, so ist sie nicht mit dem Sarkolemm verschmolzen, von nackten Achsencylindern kann nicht die Rede sein; dass der Nerv unter das Sarkolemm geschlüpft ist, genügt den Forderungen der Physiologen immer noch nicht, denn die SCHWANN'sche Membran, die von einer sehr respektablen Dichtigkeit ist, trennt immer noch Nerv- und Muskelsubstanz.

Die Vertreter der hypolemmalen Theorie sollten also den Angaben von HUBER und DEWITT zujubeln, die ihnen da einen kernlosen, membranlosen Achsencylinder demonstriren.

Wenn aber Kerne und Membran zugegeben sind, so müssten die stärksten Beweise für jene Theorie gebracht werden. Wie ist aber nun die Angabe von HUBER und DEWITT zu entkräften. Es handelt sich, was die Kerne (und wohl auch die SCHWANN'sche Membran) betrifft, um die einfache Anschauung, d. h. um gute, klare Präparate.

Es müssten sich also KÖLLIKER und KÜHNE und wohl alle Forscher auf diesem Gebiete getäuscht haben, dazu in einer Beobachtung, die mit schwachen Vergrößerungen so gut wie mit starken gemacht werden kann. Mich selber werden die Angaben von HUBER und DEWITT wohl nicht in meinen Anschauungen stören. Ein Zweifel

an dieser Thatsache, dass die Endfasern Kerne tragen, ist mir denn auch noch nie aufgestiegen, und ich habe doch gewiss Tausende von Präparaten durchmustert. Die Kerne sind ja ganz charakteristisch, unterscheiden sich von den Muskelkernen, und besonders an Endgeweihen, die etwa auf leerem Sarkolemmschlauch betrachtet werden können, präsentiren sich diese Kerne und ihre Verbindung mit den Fasern über allem Zweifel erhaben.

Ich würde eben so gut an den Kernen der Kapillaren, ja an was nicht zweifeln, als an diesen Kernen und deren Verbindung mit den Nerven. Eben so gut könnte man die Kerne allen myelinfreien Nerven absprechen; die Kerne im Verlaufe der Nervenfasern und an deren Enden sind identisch. Was Kühne und Kölliker und andere Histologen zu dieser Entdeckung wohl sagen werden?

Was die Existenz der Schwann'schen Membran an den feinen nackten Nervenfasern (ob Terminalfasern oder nicht) betrifft, so hatte ich früher auch meine Zweifel, aber meine so dankbare Methode hat mir auch hier ausgeholfen. Beim Zerzupfen und Zerdrücken von Muskelbündeln werden die feinen myelinfreien Nerven energisch gedrückt und gezerrt, es kommt daher oft genug vor, dass man eine feine Nervenfaser ganz zerklüftet sieht, d. h. man hat den Anblick von einem länglichen Fragmente hinter dem andern liegend. Man kann sich aber durch Druck und Schieben (des Deckglases) überzeugen, dass die Kontinuität auch der feinsten Nerven, wie an den Kapillaren z. B., nicht gestört ist; die Fragmente werden in Reihe und Glied gehalten durch Partikelchen, die an der Membran hängen bleiben; auch durch Anilinfarben kann man sich optisch von der Existenz einer Membran überzeugen. Dieselbe Zerklüftung etc. kommt auch an den Endfasern vor, und ich bin also auch aus anderen Gründen, als der Existenz der Kerne, von dem Vorhandensein der Schwann'schen Membran auch hier überzeugt. Wie man sich durch leer gemachte Stellen des Sarkolemmschlauches von dessen Existenz überzeugt, so kann man also nach demselben Princip sich auch von der Anwesenheit der Schwann'schen Scheide überzeugen.

Ich habe somit bei der Besprechung der Lage der Nervenenden nur Beweise für die epilemmale Theorie zu bringen gesucht. Es dürfte nun aber auch am Platze sein, sich die Begründung für die hypolemmale Theorie einmal anzusehen.

Ich kenne nur die Arbeit von Kühne über diesen Punkt, da die anderen Histologen sich ihm einfach »anschließen«.

In STRICKER's Handbuch bringt KÜHNE nun Folgendes zu Gunsten seiner Anschauung.

Nach Beschreibung der Methode, sich die Nervenendigungen zu verschaffen, fährt er fort:

»An denselben Präparaten ist der Übergang der SCHWANN'schen Nervenscheide in das Sarkolemm in der Profillage ohne Weiteres zu beobachten.«

Es handelt sich hier nur um die Formen der Endigung, wo die Endfasern in ihrer ganzen Ausdehnung mit der Muskelfaser verklebt sind.

Wenn Jeder das »ohne Weiteres« sehen könnte, so würde man ja keine Beweise für die hypolemmale Theorie zu bringen brauchen. RETZIUS hätte die Sache nicht unentschieden gelassen, und die Frage würde wohl kaum besprochen werden. Ich habe Tausende von guten Präparaten untersucht und kann dieses Übergehen des Neurilemms in das Sarkolemm durchaus nicht sehen — weil man ja diese beiden Membranen gar nicht unterscheiden und sich nur indirekt von ihrem Vorhandensein überzeugen kann. Im Gegentheil sieht man in Profillagen oft so deutlich die Kerne neben der Muskelfaser, dass ich bei meiner Ansicht über die physikalischen Eigenthümlichkeiten des Sarkolemms, die ich für eine ihren Inhalt stramm umschließende Membran halte, diese Kerne nur sehr schwer unter das Sarkolemm verlegen könnte. Wären die Endfasern unter dem Sarkolemm, so käme es nicht zu Nervenhügeln, die Nervenfasern lägen in Vertiefungen unter dem glatten, ebenen Sarkolemm, und beim Zerren an der Nervenfaser würde etwa das Sarkolemm mit abgehoben, und die nackten Achsencylinder würden abreißen. Im Gegensatze hierzu habe ich etwas ganz Anderes gefunden. Bei einem Zuge an der Nervenfaser folgt das Endgeweih mit den Fasern, ohne zu zerreißen.

Sieht man sich ferner die Abbildung des Geweihes beim Frosche (KÜHNE, p. 154) an, so werden dort gewisse Kerne als »Kerne der SCHWANN'schen Scheide« beschrieben. Dieses sind nun aber nicht Kerne der SCHWANN'schen Scheide, sondern es gehören dieselben der HENLE'schen Scheide an, wie dies aus ihrer Zahl und ihrer Lage hervorgeht, und hat KÜHNE die HENLE'sche Scheide mit der SCHWANN'schen verwechselt.

Während ich, besser wie viele Andere, die Schwierigkeiten, die es hier giebt, kenne und den Leistungen von KÜHNE, die er mit Hilfe von sehr mangelhaften Methoden zuwege gebracht hat, die höchste Achtung schenke und mich fast schäme, Kritik zu üben, muss

ich doch darauf aufmerksam machen, dass die hypolemmale Theorie damals entstanden ist, als noch solche Verwechslungen möglich waren, dass man also die Angaben aus jener Zeit nicht als unfehlbar ansehen sollte.

Ferner bringt Kühne das als Beweis für seine Theorie, dass Silbernitrat einen schwarzen Mantel unter dem Sarkolemm hervorbringe, in dem die »intermuskuläre Nervenvertheilung als eine weiße Silhouette sichtbar« sei. Nur fehlt eben wieder der Beweis, dass jener Mantel auch wirklich unter dem Sarkolemm liegt.

Endlich führt Kühne die Beobachtung an, dass man durch verdünnte Salzsäure fast den ganzen Sarkolemminhalt in eine fließende Flüssigkeit verwandeln könne. An solchen Präparaten lösten sich die intermuskulären Achsencylinder erst mit den Spitzen, dann in ganzer Ausdehnung vom Sarkolemm ab, sanken in die Tiefe des Rohres und flottirten beim Bewegen der Flüssigkeit pendelnd in derselben.

Woran man erkennen soll, dass diese gelösten Fasern in dem Sarkolemmaschlauche flottiren, wird nicht gesagt. Mir scheint aber dieser Versuch mehr für die Ansicht von Kölliker zu sprechen. Denn wenn die Säure die Muskelsubstanz zu einer flüssigen Masse auflöst, wie sollte da ein nackter Achsencylinder unversehrt bleiben? Ich denke mir, dass die Endfasern, durch die Schwann'sche Membran geschützt, allerdings abgelöst werden und auch flottiren — aber nicht innerhalb des Sarkolemmschlauches.

Es muss nun dem Leser und künftigen Untersuchungen überlassen bleiben, ob für Kühne's oder Kölliker's Ansicht die besten Beweise gebracht sind.

III. Die Nervenendigung in der glatten Muskulatur.

Um meine Ansicht über die Art und Weise, wie die glatten Muskeln mit Nerven versorgt werden, zu erklären und zu beweisen, will ich noch einige sogenannte Nervenendigungen in den quergestreiften Muskeln vorführen. Wenn auch in der Mehrzahl der Fälle in den letztgenannten Muskeln die Nervenversorgung derart ist, dass die motorischen Nervenfasern sich verzweigen und Endgeweihe und Endbüschel von myelinhaltigen Nerven direkt an die Muskelfaser herantreten und sich mit derselben verbinden, so giebt es doch viele Muskeln in den vorderen Extremitäten, am Hals, der Zunge, den Augen des Frosches, in denen die motorischen Nerven einen ganz anderen Habitus annehmen. Wir sehen hier, dass die

Nervenfasern, nachdem sie das Nervenbündel verlassen haben, sich in nackte Fasern zertheilen, Verzweigungen (auch mit Anastomosen) bilden, welche epheuartig die Muskelfasern durchdringen und in mannigfaltiger Weise mit dem Muskel Verknüpfungen bilden.

Einen Fall, der uns besonders interessirt, zeigt uns Fig. 22, Taf. XXIV.

Hier sehen wir von einem Nervenbündel abgehen einmal eine Nervenfaser, welche die Kapillaren versorgt, sodann eine andere, die ein einfaches Geweih (*G*) abgiebt und dann als eine lange, dünne myelinfreie Faser ihren Weg weiter geht, um über die Muskelfasern hinziehend mit mehreren derselben Kontakte zu bilden, und zwar mit Hilfe einer Reihe von kurzen Wärzchen, wie wir diese in *a* und *b* genannter Figur sehen. Während wir diese Art Nervenversorgung meist in Bündeln von dünnen Muskelfasern, die ein gleichmäßiges Kaliber haben, finden, so habe ich eine solche doch auch an Muskelfasern, die eine bedeutende Dicke haben, wahrgenommen, und Fig. 13, Taf. XXIII zeigt uns eine solche Kontaktstelle in mittelstarker Vergrößerung. Die Muskelfaser war von mittlerer Dicke. Als ich zum ersten Male derartige Nerven zu Gesicht bekam, untersuchte ich gerade Muskelbündel, die aus Fasern von sehr geringem Durchmesser, aber von sehr gleichartigem Kaliber (beim Frosche findet man bekanntlich oft Muskelbündel, in denen dünne und dicke Fasern gemischt vorkommen) bestanden, und konnte da in mehreren Präparaten von einer typischen Endigung gar nichts finden. Doch schienen die Nervenfasern an gewissen Stellen, wo sie über die Muskelfaser hinliefen, etwas verbreitert zu sein, und kam mir der Gedanke, dass hier Nervenfaser und Muskelfaser verknüpft sein könnten. Eine einfache Betrachtung wird natürlich eine solche Frage nicht lösen. So versuchte ich denn durch Hin- und Herschieben des Deckglases einen Zug auf die Nervenfaser auszuüben und mich zu überzeugen, ob vielleicht eine Verbindung von Nervenfaser und Muskelfaser hier stattfinde. Dieses gelang mir auch, und die unscheinbare Fig. 12 auf Taf. XXIII zeigt uns die bestehenden Verhältnisse; man sieht also hier eine Verbindung von Nerv und Muskel ohne Endigung, es sei denn, dass man die kleine Verbreiterung an der Nervenfaser eine Endigung nennen will. Es befindet sich hier gerade ein Kern an der Verbindungsstelle, doch ist dessen Anwesenheit nicht nothwendig.

Wenn wir nun solche Kontaktstellen, wie sie in Fig. 13 auf Taf. XXIII und in Fig. 22 auf Taf. XXIV gezeichnet sind, in Gedanken um so viel verkleinern, als wie eine glatte Muskelfaser kleiner ist als

eine quergestreifte, so würden wir dann anstatt der mit kleinen Warzen versehenen Stellen kaum von etwas verdickten oder verbreiterten Stellen der Nervenfasern reden können und dann eben nur sehen, dass der Nerv über die Muskelfaser hinzieht, unter welchen Umständen aber ja ein vollkommener Kontakt von Nerv und Muskel möglich ist. Und so denke ich mir dann auch die Versorgung der glatten Muskeln mit Nerven, dass nämlich Nervenfasern, Netze bildend und über die Muskelfasern hinziehend, diese versorgen.

Zur Untersuchung der Nervenendigungen in der glatten Muskulatur wählte ich kleine Arterien mit einfacher Muskellage und die Blase des Frosches.

Fig. 26 auf Taf. XXIV zeigt uns die Nerven einer Arterie von der Zunge, und was wir hier sehen sind einmal die gröberen Fasern, die deutlich neben dem Gefäße herlaufen und viel feinere Fasern, die kleine Verdickungen oder wenigstens dunkler gefärbte Stellen aufweisen und mit dem Muskelgewebe in direktem Kontakte sind.

Die herrschende Theorie würde nun verlangen, dass von diesen letzgenannten feinen Fasern noch Endfasern zu jeder einzelnen Muskelfaser abgehen, ich habe jedoch etwas Derartiges nicht entdecken können, obgleich ich viele Zeit und Mühe auf diesen Gegenstand verwendet habe.

Es war mir nämlich sehr daran gelegen, aufzufinden, ob nicht die dunkel gefärbten Fäserchen, die zwei bis drei an Zahl an jeder Muskelfaser der Arterien, und zwar den Kanten derselben entlang verlaufend, sich finden, etwa besonders intime Verbindungen mit den feinsten Nervenfasern eingingen, und vielleicht als die eigentlichen Nervenendigungen aufzufassen wären. Da nämlich die feinsten Nervenfasern ganz ähnlich aussehen, wie Doppelfasern jener an den Muskelfasern verlaufenden Fäserchen, so kann man sehr leicht in Irrthümer verfallen und dieselben als eine Fortsetzung von Nervenfasern ansehen, und habe ich mich oft gefragt, ob nicht am Ende von anderen Beobachtern diese feinen, aber zum Muskel gehörigen Fasern als Nervenendigungen angesehen worden sind. Dieselben färben sich gerade wie Nerven und haben auch Varicositäten. Diese feinen Fasern, die sich an den glatten Muskelfasern befinden, werden weiter unten eingehender besprochen. — Eben so wenig, wie an den Arterien, konnte ich an den Muskelbündeln in der Blase von »Nervenendigungen« etwas finden. Es glückte mir nicht, die Nerven weiter zu verfolgen, als es Bremer gelungen war. Ich finde hier gröbere, wenig Myelin enthaltende und myelinfreie Nervenfasern den Muskel-

bündeln entlang verlaufen und von diesen gehen sehr feine, schwache, mit Kernen versorgte Fasern ab, welche die kleinsten Bündel von Muskeln umspinnen und durchflechten, immer aber Anastomosen oder ein Netzwerk bilden und nicht frei auslaufen.

Die folgenden Überlegungen bestimmen mich, die beschriebenen Nervennetze als die Endorgane der motorischen Nerven der glatten Muskeln aufzufassen.

Ich habe in dem ersten Theil dieser Arbeit nachzuweisen versucht und viele Beweise dafür gebracht, dass es bei der Versorgung der Muskeln mit Nerven nicht auf Endfasern, sondern auf Kontaktstellen ankommt, und durch das von mir beschriebene Netz ist, wie sich leicht Jeder überzeugen kann, reichlich Gelegenheit gegeben, dass jede Muskelfaser mit einer Nervenfaser in Berührung kommt. Was würden hier specielle Endfasern mehr bieten? Kommt es doch immer bei den mit glatten Muskeln versehenen Hohlorganen darauf an, dass dieselben sich als ganze kontrahiren, und ziehen sich hier nie einzelne Muskelfasern zusammen ohne die anderen. Im Systeme der quergestreiften Muskeln ist dies anders, und können hier kleine Gruppen von Fasern, ja selbst (Gesichts-, Zungenmuskeln) die einzelnen Muskelfasern sich zusammenziehen.

Ein zweiter Grund, warum ich die beschriebenen Endnetze in der glatten Muskulatur für die Endorgane halte, ist der, dass diese Endnetze durchaus dem Endgeweihe in den quergestreiften Muskeln entsprechen, was Aussehen und Strukturverhältnisse betrifft. Denn auch in den quergestreiften Muskeln sehen wir, dass mit SCHWANN'scher Scheide und mit Kernen versehene Fasern die Übertragung von Nerven- auf Muskelgewebe vornehmen und dass hierzu keine feineren, verwickelteren Apparate nothwendig sind. Abgesehen hiervon ist die Versorgung der glatten Muskulatur durch die beschriebenen Nervennetze eine ungleich reichere, als die der quergestreiften Muskeln.

Das Nichtfinden von einem histologischen Gebilde ist allerdings noch kein Beweis, dass dasselbe wirklich nicht da ist. Da es aber, wie noch gezeigt werden soll, mit meiner Methode ganz gut gelingt, die feinen Nerven, welche die Kapillaren versorgen, d. h. ganz mit denselben verbunden sind, zu beobachten, so glaube ich, dass, wenn die glatten Muskelfasern noch mit anderen Nervenfasern versehen wären, als den eben beschriebenen, ich dieselben auch hätte finden müssen, da ja diese Muskelfasern doch bedeutend größere Elemente darstellen, als die Zellen, die die Kapillaren aufbauen.

In Fig. 16 auf Taf. XXIII sehen wir einen kleinen Theil des ein

Muskelbündel der Froschblase versehenden Nervennetzes. Da die Nervenfasern sehr oft nicht den Muskelfasern parallel, sondern auch schief und quer über dieselben hinziehen, so ist reichlich Gelegenheit gegeben, dass die Muskelfaser irgend wo mit einer Nervenfaser in Berührung kommt.

Wenn ich mit meinen Anschauungen nicht Recht hätte, wenn es so viele Nervenendigungen gäbe, als Kerne und glatte Muskelfasern vorkommen, so wäre es mir unmöglich, zu sehen, woher große Partien, z. B. der Froschblase, ihre Nervenversorgung haben sollten. Wenn man eine Froschblase untersucht, sieht man doch häufig von einem dickeren Muskelbündel ein dünnes, drei bis sechs kernhaltige Muskelfasern enthaltendes zu einem anderen dickeren hinübergehen. Hätte die Theorie, die Endigungen an jeder Faserzelle verlangt, recht, so müssten an diesen kleinen Bündeln auch Nervenendigungen zu sehen sein. Aber oft genug sind an solchen anastomosirenden Bündelchen keine Nerven, weder gröbere noch feinere, zu sehen. Meiner Auffassung macht das keine Schwierigkeit, da dieselbe annimmt, dass jedes kleine Muskelbündel in den dickeren mit dem Nervennetze in Berührung kommt.

IV. Die Nervenscheiden, die Kerne der Nervenendigungen. Verknüpfung von Muskel und Nerv.

Wie über die Lage der Terminalfasern, so besteht auch über die Deutung der an den Terminalorganen zu findenden Kerne keine Übereinstimmung unter den Autoritäten.

Nehmen wir z. B. eine der neuesten Arbeiten über diesen Gegenstand zur Hand, den schon erwähnten Aufsatz von Huber und Dewitt im Journal of Comparative Neurology, Vol. V, Nr. 3 and 4, a contribution on the Motor nerveendings and on the Nerveendings in the Muscle Spindle, so sehen wir, dass dieselben die hier schon bestehende Verwirrung noch vermehrt haben, indem in derselben behauptet wird, dass die Endfasern der motorischen Nerven gar keine Kerne haben, so dass also Kühne's Endknospen gar keine Existenz hätten und Kölliker umsonst für dieselben als der Schwann-schen Scheide angehörig eingetreten wäre.

Da ich diesen Punkt schon besprochen habe, will ich nur noch mittheilen, dass es mir an Muskeln, die ich gefärbt einige Jahre in Glycerin aufbewahrt hatte, und die im besten Zustande waren, wiederholt gelungen ist, beim Zerzupfen das ganze Endgeweih von der Muskelfaser abzuziehen. Mag nun das Geweih einfach vom

Sarkolemm abgelöst worden sein oder mag der anklebende Theil desselben mit abgezogen worden sein, immer konnte ich das Geweih, ohne die Muskelfaser zum Hintergrund gehabt zu haben, und die Endfasern aufs klarste sehen. Aufs deutlichste waren da nun die großen Kerne, die an den Endfasern haften, zu erkennen, und nie ist es mir überhaupt auch nur eingefallen, daran zu zweifeln, dass diese Endfasern Kerne tragen.

Huber und Dewitt sagen, dass sie in ihren Schnitten manchmal Kerne in der Nähe der Endfasern gefunden hätten, aber ihr »differential staining« und die Anwendung der Mikrometerschraube gaben ihnen guten Grund zur Behauptung, dass diese Kerne den Terminalfasern nicht angehörten. Nun ja, Kerne, die sie zufällig in einem Schnitte in der Nähe der Endfasern gesehen haben, mögen freilich nur in der Nähe derselben gelegen haben. Wie wollen sie aber beweisen, dass das die Kerne waren, auf die es uns hier ankommt?

Hier gilt es doch, die Endfaser der Länge nach abzusuchen, und wenn Einem dabei die Kerne entgehen, muss er mit sehr schlechten Methoden gearbeitet haben. Indem ich also Kühne, Kölliker und andere Forscher auf diese wichtige Entdeckung von Huber und Dewitt aufmerksam mache, muss ich selbst bei der alten Ansicht, dass die betreffenden Kerne der Schwann'schen Scheide angehören, stehen bleiben, und gehe nun zu der Besprechung der Kerne der Endfasern und Endplatten, der Sohle und Sohlenkerne, der Henle- und Schwann'schen Scheide über.

Nach meinen Untersuchungen halte ich es für wichtig, die genannten Gegenstände mit einander zu besprechen, da einer derselben auf den anderen Licht wirft.

Was nun die Henle'sche Scheide betrifft, welche Huber und Dewitt gar nicht oder sehr oberflächlich beschreiben, so hat mir hier meine Methode etwas gezeigt, was mir eben so unerwartet als interessant war, dass nämlich beim Frosche die Henle'sche Scheide keine Verwachsungen eingeht, indem der Nerv an die Muskelfaser herantritt, weder mit der Schwann'chen Scheide, noch mit dem Sarkolemm, sondern dass dieselbe offen ausläuft, so dass der Nerv daraus hervortritt, wie der Arm aus dem Ärmel. Und wie es verschieden zugeschnittene Ärmel giebt, solche wie am Rock, wo viel Platz für den Arm ist, und solche wie beim Hemde, wo das Kleidungsstück sich eng dem Arme anschmiegt, so finden wir auch verschieden geformte Endstücke der Henle'schen Scheide. Besonders in der Zunge sind die weit offenen Henle'schen Scheiden sehr leicht nach-

zuweisen, und sind sie hier so weit, dass vier bis sechs Nervenfasern darinnen Platz hätten. In anderen Fällen freilich läuft die Scheide konisch zu, und gäbe es nur solche, so wäre die Thatsache, dass die Henle'sche Scheide offen endet, nicht so leicht zu sehen. Ist man aber einmal auf dieses Verhältnis aufmerksam geworden, so ist fast immer die Stelle, wo die Henle'sche Scheide abschließt, leicht zu erkennen.

Fig. 14 auf Taf. XXIII zeigt einige solche Nervenfasern mit Henle'schen Scheiden, bei denen bei *a*, *b*, *d*, *e* ihr offenes Auslaufen so deutlich als möglich zu sehen ist; leider kann ich seiner Größe halber nicht das ganze Präparat vorlegen, welches auch mehrere motorische Fasern mit konisch auslaufenden Scheiden zeigen würde. Die dünnere Faser (*f*) ist eine solche, die die Kapillargefäße resp. Arterien und Venen versorgt. In mehrere Henle'sche Scheiden sieht man von oben hinein (*g*); den Einwand, dass es sich hier um mechanische Störungen handle, kann ich zurückweisen. Ich besitze noch die Abbildung von dem Präparate, an dem mir dieses Verhältnis zum ersten Male klar wurde.

Fig. 28 auf Taf. XXIV zeigt eine Nervenfaser mit ihrer offenen Scheide, und sehen wir, dass hier die Nervenfaser, von der Henle-schen Scheide umgeben, der Länge nach noch ein wenig auf der Muskelfaser hinzieht und so allen groben mechanischen Einwirkungen entzogen ist. Nicht ohne physiologisches Interesse ist die auf den ersten Blick so geringfügige Thatsache, dass die Henle'sche Scheide an ihrem Ende offen ist. Es lässt sich gestützt hierauf sagen, dass dies die Stellen sind, wo die Cerebrospinalflüssigkeit Gelegenheit hat abzufließen, und könnte, wenn dem so wäre, die Muskelthätigkeit durch die intermittirende Kompression der Endröhrchen eine Entleerung dieser Flüssigkeit befördern.

Für die Richtigkeit meiner Ansicht über die Henle'sche und Schwann'sche Scheide spricht dann auch die Thatsache, dass man an den Endfasern der motorischen Nerven beim Frosche nur eine Sorte von Kernen findet, und da diese durchaus den Kernen der Schwann-schen Scheide entsprechen, wie man sie an Gefäßnerven und feinen motorischen Nervenfasern sonst findet, so ist kein Grund vorhanden, sie anders als der Schwann'schen Scheide angehörig aufzufassen.

Dass die Schwann'sche Scheide übrigens hier an den Endfasern noch vorhanden ist, kann man auch beweisen. Direkt sehen kann ich sie eben so wenig, wie Huber und Dewitt; wenn man aber diese Fasern mit meiner Methode behandelt, einem Drucke aussetzt

und den Inhalt der Scheide zerklüftet, kann man, wie ich oben besprochen, sich von der Anwesenheit dieser Membran doch überzeugen.

Komplicirter sind die Verhältnisse bei den meisten anderen Thieren. KÜHNE spricht hier von einer Sohle und Sohlenkernen nebst den Kernen, die denjenigen entsprechen, die wir eben besprochen und der SCHWANN'schen Scheide zugesprochen haben.

Hier scheinen mir die Muskeln der Schlangen von besonderer Wichtigkeit, weil sie sehr dazu beitragen, Klarheit über die hier bestehenden Schwierigkeiten zu bringen. Es giebt nämlich bei den Schlangen zweierlei Muskelfasern, die sich auch in ihrer Nervenversorgung unterscheiden. Außer den gewöhnlicheren breiten Fasern kommen feinere Fasern vor, an welche myelinfreie oder wenigstens myelinarme Nervenfasern herantreten und sich mit den Muskelfasern verbinden. Diese feinen Nervenendfasern sind häufig mit Plättchen, Knötchen oder Beeren versehen, verzweigen sich öfters noch weiter, sind aber auch noch, wie die Endfasern beim Frosche, mit Kernen versehen, die ich als die Kerne der SCHWANN'schen Scheide auffasse. Ferner bieten sich diese Endfasern und ihre Kerne und Plättchen dem Auge ganz scharf und klar dar, was ja bei den Endfasern der gewöhnlichen Endplatten nicht der Fall ist. Verfolgen wir diese feinen Fasern centralwärts, so sehen wir, dass sie in einiger Entfernung von der Muskelfaser ihre HENLE'sche Scheide verloren haben; wir sehen also, dass wir da, wo die HENLE'sche Scheide fehlt, auch die Endfasern scharf und deutlich sehen, ohne irgend einen protoplasmatischen Hals oder etwas, was an die »Sohle« der Autoren erinnern könnte; kurz wir haben hier dieselben Verhältnisse wie beim Frosche.

Anders verhält es sich mit der großen Mehrzahl der Nervenendigungen bei der Schlange, die denen der Eidechse ganz ähnlich sind.

Betrachten wir eine gewöhnliche Nervenendigung bei der Eidechse, so sehen wir, dass die Nervenfaser ganz nahe an der Muskelfaser eine wohlentwickelte HENLE'sche Scheide hat, und hier kann man deutlich beobachten, besonders an Präparaten, in denen der Nerv von der Seite in die Endplatte übergeht (nicht in deren Mitte), dass die HENLE'sche Scheide nicht wie beim Frosche und den eben beschriebenen kleinen Endigungen der Schlange aufhört, sondern sich in die Endplatte fortsetzt, und während wir an den genannten kleinen Endigungen der Schlange die eigentliche Nervenfaser deutlich und

scharf zu sehen bekommen, so sehen wir sie hier wie von einem Halo umringt, und wie durch eine feinkörnige protoplasmatische Substanz verschleiert. Hier will ich einen der schwachen Punkte meiner Methode erwähnen. Da durch dieselbe alles Protoplasma gefärbt wird, so bekommen wir die Nervenendfasern nicht so scharf und deutlich zu sehen, als es wohl zu wünschen wäre. Wenn man aber stark überfärbt und dann entfärbt — etwa mit verdünnter Salzsäure, wobei das Nervenprotoplasma seinen Farbstoff später abgiebt, als die einhüllende Substanz — kann man sich doch über den wahren Sachverhalt Klarheit verschaffen. Betrachten wir in diesem Falle eine Endplatte von oben, so sehen wir, dass sie einen scharfen Rand und Umrisse von meist ovaler Form hat, und von der Seite betrachtet finden wir, dass sie eine Erhabenheit von schalenartiger Form bildet, so dass wir mit Kühne wohl von einem Nervenhügel reden können. Wenn ich solche Endplatten mit der Immersionslinse untersuche, so finde ich dieselben Verhältnisse, wie man sie in Kühne's Abbildungen von den Nervenendigungen der Eidechse findet; nur würde ich die Nervenendfasern nicht so breit zeichnen, als es bei Kühne der Fall ist, und habe ich den Verdacht, dass das Gold auch etwas von den Kittsubstanzen färbt. Mit Kühne sehe ich also außer den Nervenendigungen auch zweierlei Kerne und eine Substanz, welche die Nervenfaser umhüllt, und fragt es sich nun, wie man diese verschiedenen Dinge zu deuten hat.

Einmal sehe ich hier flache, ovale Kerne, die durchaus den Kernen von Endothelzellen entsprechen, und welche oft die Nervenfasern kreuzen, also auf oder unter denselben liegen müssen. Außer diesen ovalen Kernen sehe ich noch mehr runde, dickere oder dunkler gefärbte Kerne, die den Nervenfasern anliegen.

Die erstgenannten Kerne bieten allerdings dem Beobachter meist die Fläche dar, doch habe ich auch solche gesehen, die ihre Kante zeigten, oder die eine schiefe Stellung einnahmen, besonders am Rande der Platte, wo sich der Nervenhügel gegen den Muskel abdacht, und scheint mir die Deutung aller dieser Sachen ganz einfach, d. h. wenn man eben die Nervenendigung nicht unter das Sarkolemm verlegt.

Die dickeren runden Kerne halte ich für die Kerne der Schwann-schen Scheide, wie man sie beim Frosche und den kleinen Endigungen der Schlange findet, die flachen Kerne hingegen deute ich als die Kerne der Endothelzellen, welche die Endausbreitung der Henle-schen Membran auskleiden, die das Nervenendbüschel wie eine Kappe bedeckt, und die feinkörnige Substanz, welche die Endigungen der

Nerven umhüllt, stellt das Protoplasma der Endothelzellen dar, zu denen die flachen Kerne gehören.

Man sieht, dass, während ich, was Thatsachen betrifft, die sich dem Auge bieten, mit KÜHNE fast vollkommen übereinstimme, ich seine Auffassung derselben gewissermaßen herumdrehe — wie ich glaube, auf die Füße stelle, indem ich das, was er Sohlenkern nennt, Kappenkerne nenne, und das, was er als Sohlensubstanz betrachtet, als Kappensubstanz auffasse. Legen wir die Sohle mit ihren, die Nervenfasern kreuzenden Kernen unter die Nervenausbreitungen, so müssen wir wieder nach einer Erklärung suchen, die den Kontakt von Nerv und Muskel möglich macht, etwas, was bei unserer Auffassung der Sachen durchaus nicht nothwendig ist, wenn man nämlich die Nervenendigungen auf dem Sarkolemm lässt.

Ferner, wenn etwa eine Ansammlung von Sarkoplasma als Sohle vorhanden wäre, so, meine ich, sollte diese sich doch auf dem Querschnitte einer Endplatte sehen lassen. Nun lassen sich nach unserer Methode leicht Querschnitte der Muskelfasern und Nervenendplatten machen, und muss ich behaupten, dass die Muskelstruktur unterhalb des Nervenhügels nichts Eigenthümliches zeigt und von einer Ansammlung von Sarkoplasma, das sich sehr schön färbt, absolut nichts zu sehen ist; kurz, dass unter der Endplatte der Muskelquerschnitt gerade so aussieht, wie irgend wo anders.

Ich bleibe also bei der Ansicht — auch die Betrachtung der Endplatten führt mich dahin —, dass die Nervenendigung auf dem Sarkolemm liegt.

Wohin geht denn die HENLE'sche Scheide, möchte ich fragen, und wo sind ihre Kerne, wenn die sog. Sohlenkerne es nicht sind?

RETZIUS sagt: »An den Methylenblau-Präparaten konnte ich ferner nicht sicher sehen, ob die Endplatten auf oder unter dem Sarkolemm liegen.«

Dieses Wort möchte ich durchaus unterschreiben. Da man ja ohne besondere Hilfsmittel das Sarkolemm gar nicht sehen kann, wie kann man da sagen, dass man sieht, dass sich das Neurilemm, das man ja auch nicht sehen kann, mit dem Sarkolemm verschmilzt.

Würden nicht theoretische Rücksichten zu der hypolemmalen Ansicht gedrängt haben, die einfache Anschauung leistet dieser Theorie keine Stütze. Auch der Nervenhügel bei Schlangen und Eidechsen sieht aus wie ein angeheftetes Organ, und der scharfe Rand des Endhügels spricht dafür, dass eine Membran die Endverzweigungen des Nerven umhüllt.

Die Ansicht, die Kölliker vertritt, erklärt auf das einfachste die verschiedenen Kerne, während die Ansicht von Kühne in der Sohle und deren Kernen ein Hindernis findet, das beseitigt werden muss, und keine Auskunft über die Henle'sche Scheide und deren Kerne bietet.

Ich möchte hier noch einmal hervorheben, dass es eine der Vorzüge meiner Methode ist, gerade die Nervenscheiden deutlich zu zeigen, und ich glaube, dass, wer die Henle'sche Scheide deutlich verfolgt, auch zur Überzeugung kommen wird, dass es keine Sohlensubstanz giebt, sondern dass wir es hier bloß mit einer Endausbreitung der Henle'schen Scheide zu thun haben. Die Kerne, die man auf der Kante sieht, erkläre ich mir so, dass die Kappe Scheidewände auf die Muskelfaser treten lässt, und die Endothelzellen mit ihren Kernen dieselbe Richtung einnehmen; und die sich dem Auge scharf zeigenden Kerne gehören der Randzone der Kappe an, wo sie sich gegen den Muskel abdacht.

Dass Verwirrung geherrscht hat betreffs der Nervenscheiden, dass man Henle'sche und Schwann'sche Scheiden verwechselt hat, habe ich schon bemerkt und bin überzeugt, dass dies auch heut zu Tage der Fall ist. Denn ich bin sicher, dass, was Huber und Dewitt als Schwann'sche Scheide und deren Übergehen in das Sarkolemm Fig. 7, 4, darstellen und beschreiben, nichts Anderes ist, als die Henle'sche Scheide. Denselben Fehler hat Dogiel bei seiner Beschreibung der Muskelspindeln begangen.

V. Die Gefäßnerven.

Außer den motorischen und Spindelnerven, welche letzteren ich im Archiv f. mikr. Anat., Bd. XLVI, p. 709, Taf. XXXVII besprochen habe, giebt es in den Muskelfasern noch eine dritte Art von Nerven, die wie die Muskelspindeln in den Lehrbüchern noch nicht recht Fuß gefasst haben.

Kölliker allerdings beschreibt nach meiner Meinung diese Nerven § 113 seiner Gewebelehre, VI. Auflage, wo er von den sensiblen und Gefäßnerven der Muskeln handelt.

Diese Nerven, aus denen Kölliker zwei verschiedene Arten macht, bilden aber nach meinen Untersuchungen ein einziges, großes, peripheres Nervengeflecht, so ausgedehnt sicherlich, wie die Kapillaren und kleineren Arterien und Venen des Muskelsystems, wahrscheinlich des ganzen Körpers, und bin ich, was die physiologische

Bedeutung dieser Nerven betrifft, zu Ansichten gedrängt worden, die auf den ersten Blick etwas unorthodox aussehen.

Während wir seit der GOLGI'schen Methode im ganzen Nervensystem ein Aggregat unabhängiger Neuren sehen sollen, kann ich hier nur ein durch das ganze Muskelsystem ausgedehntes Netzwerk finden, welches nirgends eigentlich Endigungen hat, und während wir seit CHARLES BELL jede Nervenfaser als eine entweder motorische oder sensorische ansehen, möchte ich diesem Nervengeflecht die Funktion zuschreiben, an jedem Ort Reize aufnehmen zu können und darauf in der Art zu reagiren, dass durch diese Reize die benachbarten Blutgefäße so beeinflusst werden, dass die gereizte Gegend mit mehr Blut versorgt, mit einem verstärkten Lymphstrom begossen wird, — kurz, dass diejenigen Processe angeregt werden, die, wenn sie die physiologischen Grenzen überschritten haben, mit dem Namen der Entzündung bezeichnet werden. Diese Nerven wären also sensorisch und motorisch zur selben Zeit.

Eine eingehende Beschreibung dieser Nerven, die dem Gegenstande entsprechen würde, würde ausgedehnte Abbildungen, welche viel Zeit und Geld erfordern, in Anspruch nehmen, und muss ich mich daher mit einer kurzen Beschreibung derselben begnügen.

KÖLLIKER sagt p. 390: »Im Hautmuskel des Frosches fand ich auch Gefäßnerven, deren Verlauf und Ursprung mir jedoch nicht vollkommen klar wurde.«

Dieser Satz dürfte auf den Stand der Kenntnisse über diese Nerven und die Schwierigkeit ihrer Untersuchung genügendes Licht werfen. Denn wenn KÖLLIKER diesen Ausspruch thut, was dürften wohl Andere über diesen Gegenstand mitzutheilen haben? In der That wird die Sache in den Lehrbüchern kaum oder auch gar nicht berührt.

Ich glaube nun ohne Anmaßung sagen zu können, dass mit Hilfe meiner Methode die Kenntnisse dieser so interessanten Nerven erweitert werden können, da man Muskelbündel, welche nach dieser Methode behandelt worden sind, einem gehörigen Drucke aussetzen kann, wodurch die Muskelfasern getrennt, die Nervenfasern aber zum großen Theile doch nicht zerrissen werden.

Zu gleicher Zeit erscheinen dieselben sehr scharf und deutlich wegen der Auflösung und Klärung der Bindesubstanzen. Eine der ersten Autoritäten auf diesem Gebiete schrieb mir, dass diese Methode bessere Resultate liefere, als die besten Goldmethoden (so weit es auf Gefäßnerven ankommt). Man kann also die Nerven weithin verfolgen

und die übrigen Gewebe auch klar und scharf sehen, und dieses ist bei der Lösung von solchen Fragen, die den Ursprung und Verlauf peripherer Nerven betreffen, durchaus nöthig.

Untersucht man die Nervenbündel der Froschmuskeln, so findet man, dass außer den motorischen Fasern, welche an die Muskelfasern treten, noch feine myelinfreie Nervenfasern aus denselben hervorkommen. Diese verzweigen sich und verfolgt man die Äste, so wird man sie bald an ein Kapillargefäß (auch Vene oder Arterie) treten und sich dort mit Nervenfasern vereinigen sehen, die den Gefäßen entlang verlaufen. Wir können hier an den Gefäßen eine oder mehrere solcher Nervenfasern antreffen. Im letzteren Falle sind dieselben durch Zweige und Querfasern mit einander verbunden. Anstatt also die Nervenbündel zum Ausgang der Beobachtung zu machen, kann man auch die Kapillargefäße aufsuchen, in deren Verlauf man unsere Nerven immer findet. Diese Nervenfasern haben Kerne und sind also mit der Schwann'schen Scheide umkleidet. Dass sie nicht nackte Protoplasmafäden sind, kann man durch Zerklüftung des Protoplasmas in kürzere oder längere Stäbchen beweisen, wobei die Kontinuität der Faser nicht unterbrochen wird.

Die Figg. 23, 25, 27, Taf. XXIV zeigen uns Kapillargefäße mit den begleitenden Nerven, und dürfte eine Beschreibung überflüssig sein.

Ich besitze auch mehrere Zeichnungen, auf denen eine Nervenfaser vom Nervenbündel bis an ein Kapillargefäß verfolgt werden kann. Während mittlere und schwache Vergrößerungen genügen, dieses Nervennetz aufzuweisen, sind starke Vergrößerungen nothwendig, Licht auf die Bestimmung dieser Nerven zu werfen.

Mit der Immersionslinse kann man an günstigen Präparaten erkennen, dass an der Wand der Kapillargefäße feine Nervenfasern verlaufen, die mit der Gefäßwand intim verbunden sind, und die von den eben beschriebenen Nervenfasern ausgehen. Diese, die eigentlichen terminalen Fasern, unterscheiden sich von den erstgenannten, neben den Gefäßen verlaufenden dadurch, dass sie noch feiner und mit kleinen Varicositäten oder verbreiterten Stellen versehen sind, und werde ich in der Beschreibung derselben durchaus von Bremer unterstützt, indem er sagt: »Meinen Präparaten nach liegen sie (die Nervenfasern) den letzteren (Kapillaren) auf und treten, wie oben bemerkt, durch kleine knopfförmige Verdickungen in direkten Zusammenhang mit dem Protoplasma der Kapillarzellen.«

Fig. 23 auf Taf. XXIV zeigt uns ein Kapillargefäß mit den ihm anhaftenden Nerven; die verdickten Stellen möchte ich als etwas

den Kontaktstellen der motorischen Nerven Entsprechendes ansehen. Wie die gröberen Fasern haben auch diese feinsten ihre Kerne und darum auch ihre SCHWANN'sche Scheide beibehalten, so dass also durch kleine Perforationen oder nackte Stellen die Funktion ausgeübt wird, d. h. wenn Kontakt von Muskel- und Nervensubstanz absolut nöthig ist. Diese Abbildung Fig. 23 auf Taf. XXIV stammt von Muskeln, die gefärbt längere Zeit in mit Borax gesättigtem Glycerin gelegen hatten; der Borax hatte wohl Alles, was von Kittsubsubstanz vorhanden war, aufgelöst und erlaubte so sehr häufig, diese Nerven auf größere Strecken zu verfolgen. Nur günstige Präparate erlauben das zu sehen, was Fig. 24 uns zeigt. Meistens kann man nur kürzere Partien der den Kapillaren anhaftenden Nerven verfolgen, wenn aber physiologische Beziehungen zwischen diesen Nerven und den Kapillargefäßen bestehen, so muss man sich vorstellen, dass auch die anatomische Verbindung eine sehr intime sei, und dass in den Fällen, in denen eine solche nicht nachzuweisen ist, die Nervenfaser, die sich ähnlich färbt, wie das Kapillarrohr, nur schwer sich unterscheiden lässt. Da sind dann die Kerne sehr wichtig, indem sie uns den sicheren Beweis liefern, dass auch die Nervenfasern da vorhanden sind, wo man sie gar nicht oder schwer zu Gesicht bekommen kann.

Ich habe an günstigen Präparaten so häufig gesehen, dass zwei Nervenfasern mit der Kapillarwand verklebt derselben entlang laufen, dass ich diese Anordnung fast als Regel aufstellen möchte, und die folgende Beobachtung macht diesen Satz noch wahrscheinlicher. In Präparaten, die einem ziemlichen Drucke ausgesetzt worden sind, findet man oft Kapillargefäße in eine Reihe von Fragmenten zerlegt, durch Querrisse oder Querräume getrennt, welche doch, auch wenn man das Deckglas hin- und herschiebt, in Reih und Glied bleiben, so dass die Kontinuität des Rohres nicht ganz gestört erscheint. Bei genauer Besichtigung zeigt sich nun, dass die Fragmente der Kapillaren von den zuletzt beschriebenen Nervenfasern, die in intimem Kontakt mit der Gefäßwand stehen, zusammengehalten werden, ein weiterer Beweis für das Vorhandensein der SCHWANN'schen Scheide an diesen Nerven und deren relativer Festigkeit; denn hätte man es nur mit nackten Protoplasmafäden zu thun, so würden diese eben so gut in Stücke zerfallen sein, als die Substanz der Kapillargefäße. Fragen wir nun nach der Herkunft dieser Kapillarnerven, so sagt BREMER darüber Folgendes: »Dass eine markhaltige Faser sich theilt, der eine Zweig an eine Muskelfaser tritt, um hier einen Endapparat

zu bilden, während der andere Gefäßnerv wird, kommt hier noch öfters vor als im Hyoglossus.«

Diesen Satz von Bremer kann ich nun durchaus nicht unterstützen. Mit einer einzigen Ausnahme, wo von einem Plexus sowohl ein Gefäßnerv als eine motorische Endfaser abging, konnte ich nie finden, dass die Gefäßnerven von motorischen Nerven abstammten. Häufig genug freilich hatte ich Präparate vorliegen, in denen das stattzufinden schien, was Bremer behauptet, wo es aussah, als ob die Gefäßnerven von motorischen Nerven abgingen; aber ich fand immer, dass in einem Nervenbündel, aus dem die feinen myelinfreien Gefäßnerven hervortraten, auch solche feine myelinfreie Fasern zwischen den motorischen Fasern versteckt waren.

Man kann sich ja leicht zurecht legen, wie Bremer zu seiner Ansicht kam. Man denke sich eine motorische Faser in einer Henleschen Scheide, unter derselben und verdeckt durch dieselbe läge der Gefäßnerv. Es wäre, wenn der letztere aus der Scheide träte, schwer zu entscheiden, ob es sich um einen Zweig jenes motorischen Nerven handle oder nicht.

Woher diese feinen Nerven stammen, ob sie von sympathischen Ganglien herkommen, oder ob es vasomotorische Nerven sind, die vom Rückenmark ausgehen, diese Frage konnte ich leider nicht zum Gegenstand meiner Arbeit machen, doch scheint mir dieselbe allerdings von der größten Wichtigkeit, um Licht auf die Funktion des Nervenplexus, in den diese Fasern auslaufen, zu werfen.

Aus der Zunge des Frosches hatte ich einmal ein Präparat gefertigt, in dem in der Henle'schen Scheide eine myelinhaltige und eine marklose Faser enthalten war.

In der Zunge des Frosches findet man diese feinen Nervenfasern sowohl aus Zweigen der motorischen Nerven abstammen, als auch aus den sensorischen Zweigen, die die Papillen versorgen.

Was nun die weiteren Verbindungen dieser die Kapillaren versorgenden Nerven betrifft, so ist die Froschzunge besonders geeignet, hierauf Antwort zu geben. In der Froschzunge haben wir ein für den Histologen außerordentlich anziehendes Organ. Es verlaufen dort zweierlei Nervenstämme; außer den verschiedenen Epithelzellen, die die Oberfläche bedecken, finden wir ferner eigenthümliche Muskelfasern, Papillen von verschiedener Form, Kapillaren, Venen und Arterien ungemein reichlich mit Nerven versorgt; außer dem Bindegewebe finden wir dann noch die oberflächlichen Lagen von Drüsen durchsetzt, kurz, ein Schnitt mit der Schere, den man sich durch

wiederholten und allmählichen Druck möglichst ausbreitet und verdünnt, gewährt Material zu stundenlangen Untersuchungen.

Fig. 27 auf Taf. XXIV zeigt uns nun ein Fleckchen aus einem solchen Schnitte, und wir sehen hier eine konische Papille mit ihrem Nerven und nehmen die Thatsache wahr, dass die Nervenfaser, die von der Papille herkommt, in das Nervengeflecht übergeht, das die Kapillargefäße umspinnt. Nicht immer findet man die Vereinigung von Papillennerven mit den Kapillarnerven in solcher Nähe der Papille; verfolgt man aber die Nerven, die von den Papillen herabsteigen, so kann man sie stets in das die Kapillaren umspinnende Nervennetz verfolgen, und ausgedehnte Untersuchungen haben mich überzeugt, dass die Nerven der Papillen mit den Kapillarnerven ein einziges System darstellen, das ein Kontinuum durch die ganze Zunge bildet, und da wir die Papillennerven doch wohl als sensorische Nerven auffassen dürfen, hätten wir Beweise für den sensorischen Charakter der Kapillarnerven gefunden.

Für diese Auffassung spricht auch die Thatsache, dass die Kapillarnerven mit den Nerven, die an der Unterfläche der Zunge im Bindegewebe verlaufen, ein System bilden.

In diesem Punkte finde ich mich ebenfalls nicht in Übereinstimmung mit Bremer. Bremer kritisirt Klein, dass seine Abbildungen Nerven zeigen, welche von dem die Gefäße begleitenden Plexus in die benachbarten Gewebe abgingen und dann eine andere Richtung einschlügen. »Ein solches Verhalten« fährt er fort, »existirt aber in Wirklichkeit nicht mehr, mit Ausnahme der oben erwähnten Fälle, in denen Kapillarnerven in Endapparate der quergestreiften Muskelfasern gehen.«

Bremer weist also von der Hand, dass zwischen den Kapillarnerven und sensorischen Nerven Verbindungen bestehen, will aber solche mit motorischen Endfasern gesehen haben. »Hin und wieder,« sagt er, »anastomosiren die Nerven benachbarter Kapillaren, sie treten jedoch mit den Nerven der Nachbargewebe in keine Verbindung, sondern bilden ein in sich abgeschlossenes System.«

Dieser letzte Satz würde aber nicht gelten, wenn diese Nerven, wie Bremer will, von den motorischen Nerven abstammen. Und doch ist diese Angelegenheit nicht so einfacher Art, dass man diese Nerven einfach etwa als sensorische auffassen dürfte.

Verfolgt man nämlich die Nerven, die die Kapillargefäße versorgen, centralwärts, so sehen wir, dass dieselben ununterbrochen in das Netz übergehen, also Theile desselben sind, welches die Arterien

und Venen umspinnt; nun aber stammen von diesem Netze auch die Fasern, welche die Gefäßmuskulatur versorgen und also motorischer Art sind.

Kölliker sagt in seiner Besprechung dieser Nerven: »An Gefäßen von entschiedenem arteriellen Bau sah ich sie in einzelnen Fällen, vermisste sie jedoch häufig ohne in dieser Beziehung ganz Sicheres vorbringen zu können.«

Kölliker beschreibt allerdings nur diese Nerven im Brusthautmuskel. Im Allgemeinen trifft aber diese Beschreibung nicht zu. Im Gegentheil habe ich die Arterien besonders reichlich mit Nerven versorgt gesehen und habe ich, um dieses Verhältnis und den Zusammenhang zwischen den Kapillarnerven und vasomotorischen der Arterien recht zutreffend zu erläutern, Fig. 25 auf Taf. XXIV entworfen, worin eine Arterie mit Übergängen in Kapillargefäße dargestellt ist.

Eine größere Arterie aus der Zunge des Frosches hätte ein noch reicheres Netz dargeboten. Doch herrschen für die verschiedenen Körpertheile hier gewiss große Unterschiede. So z. B. sind in der Blase im Vergleich zur Zunge diese Nerven sehr sparsam entwickelt.

Um noch einmal meine Ansicht zusammenzufassen, so trete ich für die Ansicht auf, dass es ein terminales Netzwerk giebt, ohne eigentliche Endigungen, das die Kapillaren versorgt, und sich in die Papillen fortsetzt und im Bindegewebe sich verzweigt, das sowohl mit motorischen als sensorischen Nervenfasern in Verbindung steht. Das ist keine Hypothese, sondern Thatsache.

Was die Verzweigungen dieser feinen Nerven im Bindegewebe in Fascien etc. betrifft, so tritt Kölliker mit für die Ansicht auf, dass dieselben frei auslaufen, und Sachs vertritt eine ähnliche Idee, will auch die Endfasern, die Muskelfasern umspinnen, sehen. Kölliker hat mit seiner verdünnten Essigsäure gearbeitet. Ich sollte denken, die Verfolgung feiner Nerven müsste sehr schwierig sein nach dieser Methode.

Mit meiner Methode arbeitend konnte ich nie frei auslaufende Enden sehen, und stehe ich hier auf der Seite von Beale.

Indem ich den streng histologischen Theil der Arbeit abschließe, erlaube ich mir, meinen Dank auszusprechen an Ehrlich für das essigsaure Hämatoxylin, an Kölliker für seine verdünnte Essigsäure, die eine so vorzügliche Fixirung der feineren Strukturverhältnisse erlaubt, die Anwendung des Hämatoxylins möglich macht und

die Gewebe zum Zerzupfen in den geeigneten Zustand bringt, und endlich an Beale, dessen Methode ich seit dem Beginn meiner histologischen Arbeiten verwandt habe, und von dessen Methode die meinige abstammt. Beale, der immer für ein peripheres Nervengeflecht aufgetreten ist, hat wahrscheinlich die epheuartigen Nerven gesehen und hätte in einem gewissen Grade doch recht.

Ich bin überzeugt, dass sich manche Probleme wohl nach der Beale'schen Methode, nicht aber durch das Mikroskop lösen lassen.

Hätte ich nicht diese drei Vorarbeiten gehabt, so wäre diese Arbeit nicht möglich gewesen.

VI. Über die Funktion der Kapillargefäßnerven.

Wenn ich selber auch keine Versuche anstellen konnte, um die Funktion dieser Nerven an den Kapillargefäßen aufzuklären, so glaube ich doch, dass, wenn man zusammenstellt, was die histologischen Untersuchungen, die klinischen Erfahrungen und die Experimente, die an diesen Nerven gemacht worden sind, über den vorliegenden Gegenstand aufzuweisen haben, man eine wohlbegründete Theorie über die Thätigkeit dieser Nerven aufstellen darf. Die Experimente, die an diesen Nerven gemacht worden sind, sind allerdings ohne bestimmte Vorstellungen und Kentnisse über dieselben gemacht, außer solchen, die Jeder über vasomotorische Nerven hat, die aber, so weit histologische Fragen hier ins Spiel kommen, sehr mangelhaft sein mussten, da weder die Goldmethode noch die verdünnte Essigsäure noch das Methylenblau, wie es angewandt worden ist, diese Strukturverhältnisse aufklären konnten. Daher denn auch Bremer's Mittheilungen über diesen Punkt theils lückenhaft, theils verkehrt sind. Aber eben desswegen, weil man keine bestimmte Theorie über diese Nerven aufstellen wollte, sind die betreffenden Versuche desto werthvoller.

Die Theorie nun, zu der ich so zu sagen gedrängt worden bin, und die oben schon kurz erwähnt wurde, ist folgende: die Nerven an den Kapillargefäßen beeinflussen diese so, dass, wenn sie einen Reiz auf sie ausüben, dieselben den Geweben, die sie versorgen, größere Quantitäten von Lymphe liefern; sie sind aber auch befähigt, lokale Reize mechanischer oder chemischer Art aufzunehmen und darauf entsprechend zu reagiren, wobei sie in der Gegend der gereizten Stelle den Irrigationsstrom erhöhen; ferner, da diese Nerven aber auch mit sensorischen Fasern verbunden sind, benachrichtigen sie die höheren Nervencentren von den lokalen Verhältnissen

und Störungen. Da thatsächlich mit einer erhöhten Transsudation von Lymphe eine Gefäßerweiterung eintritt, dürfte vielleicht auch angenommen werden, dass von ihnen auch inhibitorische Einflüsse auf die Vasoconstrictoren ausgeübt werden. Ich bemerke hier aber noch speciell, dass man bei dieser Thätigkeit der Kapillarwandungen nicht etwa an eine Erweiterung derselben zu denken, sondern dass man eine specifische Leistung dieser Organe anzunehmen hat, wie die Kontraktion beim Muskelgewebe, die chemische Arbeit der Drüsen, dass man sich also ähnliche Vorstellungen mit den Kapillargefäßzellen und ihren Nerven verknüpfen soll, als die Lehrbücher sie von den Drüsenzellen und deren (problematischen) Nerven verlangen. Ob nun die Wandungen der Kapillargefäße im Stande sind, auf Nervenreiz hin einfach größere Poren hervorzubringen, durch die der Blutdruck die Lymphflüssigkeit drängt, oder ob sie mehr in der Art der Drüsenzellen fungiren — diese Fragen können wir hier unentschieden lassen.

Als ich vor 19 Jahren die Johns Hopkins University verlassen hatte, stellte ich mir die Aufgabe, die Endausbreitungen der Chorda tympani in der Submaxillardrüse aufzufinden, wegen des hohen physiologischen Interesses, das mit der Submaxillardrüse und ihren Nerven verknüpft ist, da ja bekannterweise diese Organe für das physiologische Experiment so günstig gelegen sind. Die Untersuchungen der Muskelnerven sollten mir Licht auf jene Frage werfen.

1) Da die Resultate an den Nerven der Submaxillardrüsen uns hier interessiren, so erwähne ich, dass ich an den Drüsenzellen selber, eben so wenig wie Kölliker, Nerven auffinden konnte, hingegen zum Schlusse kam, dass die Terminalfasern der Chorda sich den Kapillargefäßen anheften, wie ich das oben betreffs der Nerven der Muskelkapillaren beschrieben habe. An dieser Stelle ist uns nun besonders wichtig die Thatsache, dass die Chorda ohne allen Zweifel ein motorischer Nerv ist, und sollte ich also Recht mit meiner Anschauung haben, so würde damit die motorische Natur der Kapillarnerven bewiesen sein, da ja diese Nerven bei den Muskeln auch von Fasern des sympathischen Systems versorgt werden.

Dass aber ferner diese Nerven an den Kapillargefäßen für motorische angesehen werden dürfen, dafür spricht die Struktur derselben, die bei den glatten Muskelfasern sowohl als bei den quergestreiften als mit Schwann'scher Scheide und Kernen versehen von mir beschrieben worden sind, und wir auch gezeigt haben, dass es hier nicht auf Endigungen, sondern auf Kontaktstellen ankommt. Wer an

dem Problem arbeitet, ob die Nervenendigungen auf oder unter dem Sarkolemm liegen, wird wohl mit mitleidigem Lächeln angesehen wegen der unwichtigen Arbeit. Aber während es an und für sich ziemlich gleichgültig sein mag, wie diese Frage beantwortet wird, so ist desswegen eine solche Antwort nicht gleichgültig, weil andere Untersuchungen dadurch beeinflusst werden können. So werden Diejenigen, die beim Muskelgewebe »nackte Endfasern sehen, auch in der Speicheldrüse nach ähnlichen Einrichtungen suchen. Mich jedoch haben meine Untersuchungen anders belehrt und ich finde eben an den Nervenendigungen des Muskels eine Stütze für die Annahme, die Nervenfasern an den Kapillargefäßen auch als »Nervenendigungen« anzusehen.

2) Muskelgewebe kann sich zusammenziehen und wieder erschlaffen; wir sehen das mit bloßen Augen. Dass dieses Gewebe solche große innere Veränderungen erfahren kann, das hätte uns die Betrachtung des todten Gewebes mit dem Mikroskop nicht geoffenbart.

Was die physiologischen Schwankungen des molekularen Zustandes der Kapillarwandungen eigentlich sind, darüber werden wir in den physiologischen Lehrbüchern noch nicht belehrt. Mir scheint es, als ob man bisher die Kapillarzellen sich als mehr passiv vorstellte und bei vasomotorischen Vorgängen hauptsächlich an Erweiterung der Gefäße dachte. Es giebt aber zwei Vorgänge, die uns zeigen, dass die Differenz zwischen verschiedenen vitalen Zuständen der Kapillarzellen eben so bedeutend sein müssen, als es beim Muskelgewebe die Kontraktion und die Ruhe ist.

Ich erinnere an die Vorgänge bei der Entzündung und bei der Bildung von Drüsensekreten.

Mag man sich die Ursache für die Veränderungen in den Wänden der Gefäße denken, wie man will, Thatsache bleibt es, dass bei der Entzündung nicht nur größere Lymphmengen geliefert werden, sondern dass auch diese Veränderung so bedeutend sein kann, dass körperliche Elemente die Wände durchdringen. Und doch kehren die Kapillarwandungen in den normalen Zustand zurück.

Ferner, wenn die Verdauungsdrüsen, die Milchdrüse, zur Thätigkeit angespornt werden, so werden in kurzer Zeit hier sehr bedeutende Quantitäten von Flüssigkeit geliefert, welche die bei der Ruhe dieser Organe abgesonderten um das Vielfache übertreffen. Hier müssen die vitalen Zustände der Kapillarwand auch bedeutende Umstimmungen durchmachen, da durch einfache Erweiterung der Arterien es nicht zu erheblich stärkerer Lymphtranssudation kommt.

3) Wird der Zweig der Chorda, der in die Submaxillardrüse

geht, elektrisch gereizt, so steigt bald der Speichel in dem Rohre, das in den WHARTON'schen Gang eingebunden ist, und zwar kann er höher steigen als es das Blut in der Carotis thun würde. Da nun aber bei Anwendung des Atropins, trotz Erweiterung der größeren Gefäße die Speichelformation aufhört, so müssen andere Faktoren vorhanden sein, die außer der reicheren Blutzufuhr nöthig sind, um die erhöhte Sekretion zu erklären.

Die Physiologen haben nun, so viel ich weiß, ohne Ausnahme die Drüsenzellen zur Aushilfe herbeigezogen, und diesen die nöthigen Nervenendigungen zugeschrieben. PFLÜGER hat diese Nerven ja auch abgebildet, aber KÖLLIKER und Andere haben nichts Derartiges finden können. Wären solche Nerven vorhanden, so würde man gewiss die Stellen finden, wo ein kleines Nervenbündel oder auch einzelne Nervenfasern die Kapseln der Alveolen oder der Gänge durchbrechen, und den Übergang der HENLE'schen Scheide in die Membrana propria der Drüse würde man sicher mit Leichtigkeit sehen können, auch wenn die weiteren Verzweigungen der Fasern schwer aufzufinden wären. Aber ich habe eben so wenig wie Andere hier etwas Derartiges entdecken können. Die Nervenbündel werden kleiner und kleiner, bis man ihre Reste nur noch an den Gefäßen findet.

Zerdrückt man vorsichtig ein Stückchen Drüse, das alle Elemente enthalten muss, so sieht man, von den Gängen abgesehen, wenn man z. B. mit BEALE'schem Karmin durchgefärbt hat, vielerlei Kerne, einmal die zu den Drüsenzellen gehörenden, dann diejenigen der Endothelialzellen, die die Membrana propria bekleiden, dann die Kerne, die den Kapillargefäßen angehören, und endlich noch Kerne, die den Kapillargefäßen außen anhaften. Mit Hilfe von Anilinfarben überzeugte ich mich noch, dass diese Kerne feinen Nervenfasern angehören, die den Kapillargefäßen eng anliegen.

Nachdem ich meine neue Methode aufgefunden hatte, konnte ich mich mit dieser ebenfalls von der Existenz jener Nerven überzeugen und zugleich sehen, dass hier ein solcher Reichthum von Nervenfasern sich vorfindet, dass man dieses Geflecht für die Ausläufer der Chordafasern ansprechen darf. Haben nun die Kapillargefäße kernhaltige Nervenfasern, warum sollten die Drüsenzellen nicht auch solche haben, sind sie doch wichtigere Gebilde als jene?

Nebenbei gesagt halte ich die sogenannten GIANUZZI'schen Zellen für Kunstprodukte, die durch Falten und Umrollen der Membrana propria entstanden sind, und wodurch jene genannten Endothelialzellen oft eine halbmondförmige Gestalt annehmen. Ich habe genug

halbmondförmige Kerne durch Druck aufs Deckglas in die gewöhnlichen flachen, ovalen Kerne von Endothelialzellen verwandelt, wobei dann ihre dunkelrothe Farbe in eine blassrothe überging. Drücken und Umherschieben des Deckglases ist oft ein probates Mittel, um uns vor Betrug, den uns unsere Augen im Verein mit unseren Theorien nur zu gern aufspielen, gründlich zu bewahren.

Ich meinerseits würde schon desswegen a priori keine Nerven an den Drüsenzellen erwarten, weil bei den Drüsensekreten Wasser ein sehr wichtiger Bestandtheil ist, weil ferner etwaige chemische Leistungen der Drüsenzellen, analog der Kontraktion der Muskeln, für den Organismus gar keinen Sinn hätte, wenn nicht auch zu gleicher Zeit die Produkte der Drüsenzelle gelöst würden.

Ist aber sonstwie dafür gesorgt, dass bei Anforderungen an die Drüse den Zellen plötzlich große Mengen von Lymphe zugeführt werden können, so ist ja eine solche Überfluthung mit Nährmaterial vollkommen genügend, zu gleicher Zeit als Stimulus für die Zellen zu dienen, sollte ein solcher nothwendig sein. Um aber Flüssigkeitsmengen schnell in großen Quantitäten zu liefern, scheinen mir die Kapillarwandungen, die sich obendrein des Blutdruckes bedienen können, bei Weitem besser geeignet als die Drüsenzellen. Angenommen, wir gäben den Drüsenzellen Nerven: ich kann verstehen, wie etwa Nervenreiz sie anregen könnte, ihre Reservestoffe in lösliche Produkte umzuwandeln. Wie aber sollen sie zu den großen Flüssigkeitsmengen kommen, die hier nöthig sind. Die Kapillarwände sind vitale Protoplasmagebilde. Kaum sind da physische Poren zu erwarten, durch welche die Drüsenzellen kräftig Flüssigkeit aufsaugen könnten. Es würde ja sonst der Blutdruck die Lymphräume bald überfüllt haben. Sind aber keine solchen vorhanden, und können keine Nerven von den Drüsenzellen an die Kapillarzellen gehend gefunden werden, so könnte nur die Eintrocknung der Lymphräume einen Reiz auf die Kapillarwandungen ausüben, ein Vorgang, der bei der Schnelligkeit der Sekretbildung mir unwahrscheinlich ist.

Nach unseren Untersuchungen würden also nicht die motorischen Nerven der Muskeln, sondern die zu den Kapillargefäßen gehenden es sein, die für die Drüsennerven die analogen Gebilde sind.

4) Aber warum soll man denn Nerven für die Drüsenzellen selbst fordern, da ja sogar Versuche vorliegen, die beweisen, dass ohne Drüsenzellen auch Lymphvermehrung möglich ist. Von der Chorda tympani geht nämlich ein Zweig in die Submaxillardrüse, ein anderer

Zweig mit dem N. lingualis in die Zunge. Wird nun dieser letztgenannte Zweig der Chorda gereizt, so findet in der Zunge eine bedeutende Ansammlung von Lymphe statt. Der Versuch, der diese Thatsache beweist, ist von OSHOUMOFF schon vor Jahren beschrieben worden, aber erst kürzlich leider kam er mir in COHNHEIM's allgemeiner Pathologie zu Gesicht. Hätte ich früher davon gewusst, so hätte ich auch Untersuchungen an der Chorda der Zunge angestellt. Nach OSHOUMOFF wird 10 Minuten nach Beginn der elektrischen Reizung des Lingualis, resp. der Zungenchorda, ein Ödem der Zunge dem Auge bemerkbar, das in den nächsten 10 Minuten kontinuirlich bis zu einer sehr ansehnlichen Stärke anwächst.

COHNHEIM bemerkt hierzu, dass dieser bemerkenswerthe Versuch, sowie auch das rasche Aufschießen von Urticariaquaddeln darauf hinweisen, dass innige Beziehungen zwischen Lymphbildung und Gefäßinnervation bestehen müssen.

Wenn nun die beiden Zweige der Chorda, elektrisch gereizt, die Transsudation von Lymphe erhöhen, warum sollen nicht in beiden Fällen dieselben physiologischen Vorgänge obwalten, warum nicht in beiden Fällen dieselben histologischen Gebilde diesem Processe dienen? Warum zieht man bei der Drüse die hypothetischen Drüsennerven herbei, wenn man doch in der Zunge ohne dieselben fertig werden muss und kann.

5) ROGOWICZ hat nun den Versuch von OSHOUMOFF noch erweitert. Um einen Einblick zu erlangen, wie schnell die Lymphbildung auf Nervenreiz erfolgt, spritzte er einem Hunde indigoschwefelsaures Natron ins Blut und stimulirte dann die Zungenchorda. »Die Beobachtung der Zunge,« sagt ROGOWICZ, »gewährt unter diesen Umständen einen überraschenden Anblick, wenn der Blutlauf auf der nicht gereizten Seite sich in normalem Zustande befindet. Die dem gereizten N. lingualis entsprechende Zungenhälfte wird in kurzer Zeit tief blau, und zwar zu einer Zeit, in welcher die andere Hälfte nur einen schwachen blauen Schimmer zeigt. Bricht man in diesem Momente die Injektion ab, so bleibt die Differenz längere Zeit bestehen. Sie, die blaue Färbung, besteht auf schneller Filtration blauer Lymphe in das Gewebe der gereizten Zungenhälfte. ROGOWICZ bringt auch die Beweise, dass die Färbung nicht etwa von dem im Blute befindlichen Farbstoffe herrührt, sondern dass in solchen Fällen der Farbstoff in den Lymphräumen zu finden ist, und sogar, bei einem ähnlichen Versuch am Kaninchen, den Ohrknorpel färbt.

ROGOWICZ hatte diese Arbeit, aus der diese Mittheilung stammt,

unternommen, um mit Rücksicht auf Deutung der pseudomotorischen Erscheinungen den Nachweis für eine Steigerung der Lymphbildung durch Steigerung der Blutzufuhr zu liefern. Seine Versuche zeigten nicht nur, dass dies der Fall sei, sondern dass, wenn gewöhnlich die Lymphbildung von erhöhter Blutzufuhr begleitet ist, man aber auch den Lymphstrom vermehren kann, ohne diesen Faktor. »Es kann,« sagt Rogowicz, »eine Verdreifachung oder Vervierfachung der Lymphmenge ohne merkliche Zunahme der Blutzufuhr stattfinden, ein Beweis, dass der Blutstrom, obschon eine der wirksamen Bedingungen, so doch nicht die einzige in Betracht kommende Bedingung für die Lymphbildung bildet.«

Eine solche vermehrte Lymphabsonderung ohne gesteigerten Blutdruck wird z. B. durch die Einwirkung des Curare hervorgebracht.

Wir haben also hier wieder einen Beweis dafür, dass Vermehrung der Lymphabsonderung und Erhöhung der Blutzufuhr keineswegs identisch sind. Während die Experimente an der Submaxillaris gezeigt haben, dass trotz starker Blutzufuhr es doch nicht zu vermehrter Transsudation von Lymphe kommen kann, wenn Atropin hindernd entgegentritt, so zeigt Rogowicz an Experimenten an der Zunge, dass bei sich gleichbleibender Blutzufuhr die Lymphabsonderung erhöht werden kann.

6) Endlich erwähne ich noch mehrere Beobachtungen aus der Arbeit von Heidenhain über die pseudomotorische Wirkung der Chorda auf die Muskelfasern der Zunge, die durch Durchschneidung des Hypoglossus gelähmt und für die mildesten Reize empfindlich gemacht worden waren.

Heidenhain fand nämlich, dass die Muskelkoncentrationen der Zunge auf Reizung der Chorda hin immer von einer Erweiterung der Gefäße begleitet wurden, dass schon Einspritzung von normaler Salzlösung die Kontraktionen hervorrief, dass auch die erhöhte Blutzufuhr von verstärkter Lymphaussonderung gefolgt wurde, und sagt, dass man sich den Zusammenhang der Thatsachen so denken könne, dass der durch den vasodilatatorischen Einfluss vermehrte Lymphstrom auf die überempfindlichen Muskelfasern reizend einwirke.

Nun fand aber Heidenhain auch, dass bei der Abklemmung der Arterien die Reizung der Chorda auch noch Zusammenziehungen der Zunge hervorrief, die jedoch bald schwach wurden und ganz aufhörten, während zur selben Zeit die andere Zungenhälfte auf Hypoglossusreizung noch reagirte.

Heidenhain sagt nun also: »Nach diesen Beobachtungen er-

scheint es zwar nicht unwahrscheinlich, dass schnell eintretende Steigerung der Flüssigkeitsmenge, welche das Zungenparenchym tränkt, als Reizursache auf die gelähmten Muskeln zu wirken im Stande ist. Aber ich muss doch ausdrücklich betonen, dass ich einen strengen Beweis dafür nicht erbracht habe, in dem Mitgetheilten vielmehr nur Gesichtspunkte für die weitere Untersuchung sehe. Vor Allem fehlt der Beweis dafür, dass auch noch an der cirkulationslosen Zunge durch Chordareizung Lymphbildung hervorgebracht werden kann.«

Die letzten Worte von HEIDENHAIN sind mir in zweifacher Beziehung wichtig. Sie sprechen so deutlich als möglich für die Richtigkeit der aufgestellten Theorie. Ich habe oben betont, dass man die Gefäßerweiterung (besonders der Arterien) und die aktive Thätigkeit der Kapillarwandungen streng aus einander zu halten habe, dass, wenn auch beide Processe nothwendigerweise Hand in Hand gehen, da ja nicht größere Quantitäten von Lymphe auf die Dauer geliefert werden können, wenn nicht die Blutzufuhr erhöht wird — so sollten eben beide unterschieden werden. Da ich mir nun keinen anderen Reiz denken kann bei diesem Versuche von HEIDENHAIN an der Zunge, der die Blutzufuhr durch Arterienabklemmung abgeschnitten war, so ist für mich die Beobachtung, dass trotz Blutabsperrung Kontraktionen eintreten, eben ein Beweis, dass diese aktive Lymphabsonderung der Kapillarwandungen wirklich besteht und von größter Bedeutung für die Deutung vieler pathologischen und physiologischen Vorgänge ist.

Die Zunge, von der HEIDENHAIN hier spricht, war ja noch nicht blutleer. HEIDENHAIN bespricht das Aussehen derselben, das auf Füllung der Venen mit mehr oder weniger (je nach der Hälfte) sauerstoffarmen Blutes beruhte; für die hier sehr geringe Thätigkeit unserer Kapillarwandung und Nerven war also noch Gelegenheit.

Die Worte sind für mich persönlich aber auch von Interesse, weil daraus hervorgeht, dass HEIDENHAIN keine klare Theorie über die Leistungsfähigkeit von Kapillarwandungen und ihren Nerven aufstellt. Hätte er es gethan, so hätte er ja die Erklärung bieten können für die pseudomotorischen Kontraktionen. Er hätte aber freilich damit auch sehr bedenklich an Vielem von seiner Theorie der Drüsenphysiologie gerüttelt. Ich wüsste nicht, dass ich irgendwo die von mir aufgestellte Theorie erwähnt gesehen hätte. Da die histologischen Thatsachen fehlten, konnte das nicht gut anders sein.

Vor mehr als 15 Jahren habe ich in der Cleveland Medicinal

Gazette eine Arbeit veröffentlicht, in der ich nachzuweisen versuchte, dass in der Submaxillardrüse das Ziel der Chorda nicht die Drüsenzellen, sondern die Kapillargefäße seien, und dass man mit diesen Nerven alle mir bekannten Thatsachen besser erklären könne, als mit den noch zu findenden Nerven der Drüsenzellen. Nachdem ich mich nun mit den Gefäßnerven der Muskeln bekannt gemacht habe und die Experimente von OSHOUMOFF, HEIDENHAIN, ROGOWICZ gelesen habe, bin ich in dieser Ansicht noch bestärkt und meine, dass die aufgestellte Theorie so gut bewiesen ist, als zu erwarten war.

Wenn man die vitalen Eigenthümlichkeiten der Kapillargefäße überlegt, ferner ihren großen Nervenreichthum, dass diese Nerven von Fasern motorischer Art abstammen, dass Versuche vorliegen, die aufs deutlichste zeigen, dass bei ihrer Erregung die Lymphtranssudation verstärkt wird, dass durch vasodilatatorische Wirkung hingegen Lymphvermehrung nicht erklärt werden kann, und die letztere unabhängig von der ersteren beeinflusst werden kann, sehe ich nicht ein, was dieser Theorie im Wege stehen könnte.

In der That verlangt sie auch keine neuen Anschauungen, sondern sie sagt nur, eben so gut als angenommen werden soll, dass Stimulation der problematischen Drüsenzellennerven die Drüsenzellen zur Sekretion wasserreicher Produkte anregen können, eben so gut kann man annehmen, dass die demonstrirten Nerven die Kapillarwandungen zur Absonderung von größeren Quantitäten von Lymphe anregen.

Hierbei lasse ich den Drüsenzellen ihre Rechte als protoplasmatische Entitäten im vollsten Maße. Ich will sie nicht als todte Ansammlung von chemischen Produkten ansehen.

Die Wirkung von Nervengiften mag für die Lösung von histologischen Fragen nöthig sein, denn während mir wenigstens alle Nerven gleich aussehen, muss doch ein großer Unterschied in ihrer feineren Struktur bestehen, da ja verschiedene Gifte so eigenthümlich auf gewisse Nerven wirken. Andererseits wird aber auch eine genauere histologische Kenntnis der Nerven nöthig sein, um Klarheit in die Giftwirkungen zu bringen. Und auch die Theorie der Inhibition würde einen Fortschritt machen, wenn noch einige histologische Verhältnisse klar aufgedeckt wären.

Dann will ich noch bemerken, dass, wenn ich die oben angeführten Funktionen diesem ganzen peripheren Nervengeflecht zuschreibe, ich nicht gesagt haben will, dass hier nicht vielleicht auch verschiedene Fasern verschiedenen Funktionen dienen.

Sollten meine Anschauungen der Wahrheit gemäß sein, so würden einige Änderungen in der jetzt herrschenden Theorie der Drüsenphysiologie nöthig werden.

Da ich nun, so viel ich weiß, mit meinen Ansichten über diese Nerven ganz allein stehe, andererseits aber auch der Meinung bin, dass wir es hier mit wichtigen Verhältnissen zu thun haben, so erlaube ich mir, einen Gewährsmann zu nennen, der nicht mehr unter den Lebenden ist, aber doch wohl für einen scharfsinnigen und sorgfältigen Forscher gegolten hat.

Cohnheim nämlich bringt in seiner Pathologie, die mich aufs äußerste interessirte, da ich nämlich in derselben meine Kapillarnerven in Cohnheim's Geist vorausgesehen finde, Thatsachen. Experimente, die er beobachtet hatte, führten ihn dazu, anzunehmen, dass eben solche Nerven, wie ich beschrieben, mit eben den Funktionen, die ich ihnen beigelegt, existiren müssten. Sollte aber nicht eine solche Übereinstimmung von einiger Bedeutung sein?

Ich erlaube mir, die betreffenden Stellen mitzutheilen und, was mir besonders wichtig zu sein scheint, zu unterstreichen.

»Lassen wir indess diesen Punkt selbst völlig bei Seite, so verkenne ich keineswegs, dass jene von mir gewählte Bezeichnung einer ‚Veränderung chemischer Natur' ein sehr unbestimmter Ausdruck ist; aber wenn es bis heute unmöglich ist, eine schärfere Definition dieser Alteration zu geben, so darf uns Pathologen daraus wahrhaftig kein Vorwurf gemacht werden, Angesichts des Dunkels, in welches bis jetzt selbst der physiologische Vorgang der normalen Transsudation gehüllt ist. Niemand vermag bislang die Ursache anzugeben, wesshalb die Transsudate der verschiedenen Regionen des Körpers verschiedene chemische Zusammensetzung haben, Niemand weiß mit Sicherheit, worauf es beruht, dass die Pleura- oder Perikardialgefäße ein so viel koncentrirteres Transsudat abscheiden, als diejenigen, denen die Cerebrospinalflüssigkeit entstammt. Jeder Tag giebt irgend ein neues überraschendes Zeugnis davon ab, wie bedeutsam einerseits die Gefäßwände in den Ablauf der Lebenserscheinungen eingreifen und wie lebhaft sie andererseits auf allerlei Eingriffe reagiren. Dass durch ihre Aktion das Gefäßlumen sich verengern oder erweitern kann, mit dieser Thatsache haben wir längst uns vertraut gemacht, und mit ihr haben wir in Pathologie und Physiologie zu rechnen gelernt. Seit aber in Ludwig's Laboratorium gezeigt ist, dass curaresirte Thiere eine koncentrirtere Lymphe bilden, werden wir da nicht auf eine ganz andere

Seite der Beziehungen zwischen Gefäßwandung und Blutstrom hingewiesen?

»Wenn wir die Haut eines Hundes unmittelbar nach der Einspritzung einer Curarelösung in eine Vene sich röthen sehen, so wundert das uns nicht sonderlich; denn wir haben uns gewöhnt, dem Curare eine lähmende oder auch erregende Wirkung auf die Gefäßnerven zuzuschreiben. Durch diese uns bekannte Fähigkeit kann freilich das Pfeilgift die Transsudation nicht beeinflussen; aber warum sollte es nicht auf andere Bestandtheile der Gefäßwand einwirken können, als bloß die Nerven der Muskulatur? Warum nicht direkt auf diejenigen, welche die Transsudation vermitteln, wenn sie uns auch noch unbekannt sind? Möglich, dass auch hier Nerven im Spiele sind, oder dass Nerven wenigstens in den Vorgang der Transsudation eingreifen können, wie das bei einer Anzahl Sekretionen längst, und durch den Oshoumoff'schen Versuch (p. 135) neuerdings auch für die Gefäße der Zunge festgestellt ist. Auch spricht die öfters bei akuter Myelitis beobachtete rasche Entwicklung von Ödemen in den gelähmten Gliedern, sowie die von Gergen's gefundene Thatsache, dass die Blutgefäße von Fröschen, denen das Rückenmark zerstört ist, viel mehr Flüssigkeit und selbst Partikeln eines körnigen Farbstoffs durchlassen, als solche bei unversehrter Medulla, recht evident dafür, dass das Nervensystem auch andere Qualitäten der Gefäßwand, als ihr Kontraktionsvermögen zu beeinflussen vermag. Ob nicht derartige, in der Gefäßwand selbst verlaufende specifische nervöse Einrichtungen auch selbst bei der Entzündung konkurriren, wer möchte das schon heute zu entscheiden wagen?« So weit Cohnheim.

Cohnheim also, der doch wohl als vorsichtiger und kenntnisreicher Forscher nicht ganz vergessen sein dürfte, wird durch seine Erfahrungen und Experimente zu den Sätzen gedrängt, dass 1) die Gefäßwandungen die Lymphbildung beeinflussen, 2) dass die Erweiterung und Verengerung der größeren Gefäße nicht genügt, die Thatsachen zu erklären, 3) dass möglicherweise Nerven in den Gefäßwänden vorhanden sind, da solch innige Beziehungen zwischen Lymphbildung und Gefäßinnervation bestehen.

Endlich führe ich noch eine experimentelle Beobachtung an, die sehr zu Ungunsten der herrschenden Theorie über den Sekretionsvorgang der Drüsen spricht, hingegen sehr beweiskräftig ist für die specifische Thätigkeit der Kapillargefäße und deren Nerven, nämlich

die, dass, wenn man während der Reizung der Chorda tympani den Ausführungsgang der Unterkieferdrüse schließt, die letztere schnell ödematös wird, weil das durch die Zellen der Acini abgesonderte Wasser in den Drüsengängen nach außen filtrirt, sobald die Spannung des Sekrets innerhalb der Gänge eine gewisse Höhe erreicht hat.

Heidenhain selber beschreibt und bespricht dieses Phänomen, p. 77, Hermann's Handbuch der Physiologie, Bd. V, Abth. I und sagt folgendes Weitere darüber: »Diese Erscheinung schien mir jeder irgendwie gearteten Anziehungshypothese zu spotten und der Annahme einer von den Sekretionszellen unabhängigen, durch die Nervenerregung gesetzten Triebkraft für den Wasserstrom das Wort zu reden. Allein es bleibt doch ein Weg zur Erklärung jenes Ödems, der mir früherhin trotz allen Suchens entgangen ist. Sobald sich das Ödem zu entwickeln beginnt, steigt die Spannung der die ganze Drüse umgebenden Bindegewebskapsel in hohem Maße; in Folge dessen müssen die Drüsenvenen, welche die Kapsel durchbohren, an ihrer Durchtrittsstelle durch dieselbe komprimirt werden. So setzt das künstliche Filtrationsödem Erschwerung des Blutabflusses aus der Drüse und damit ein Stauungsödem, welches sich um so stärker entwickelt, als ja bei der Chordareizung der kapillare Blutdruck erheblich steigt. Diese einfache Deutung des fort und fort steigenden Ödems enthebt uns der Schwierigkeit, nach Triebkräften für den Wasserstrom zu suchen, welche, außerhalb der Zellen entspringend, das Wasser aus den Blutgefäßen heraus und sofort bis in die Drüsenräume treiben müssten.«

Ich würde mir nun betreffend die Erklärung dieses Ödems folgende Fragen erlauben:

1) Wie kommt der Grad des Ödems zu Stande, bei dem es noch nicht zur Kompression der Venen gekommen ist? Man sollte doch denken, dass, sobald genug Speichel in den Drüsengängen abgesondert ist, diese zu füllen, dann die Drüsenzellen und ihre hypothetischen Nerven in demselben Zustande sein müssten — was Lieferung von Flüssigkeiten betrifft — als sie unter Einwirkung von Atropin sein würden. Da aber nach Atropineinwirkung kein Ödem eintritt, trotz vasodilatatorischer Einflüsse, so kann ich der einfachen Blutanhäufung hier auch keine solche Wirkung zuschreiben.

2) Es wäre übrigens zu beweisen, dass die Venen wirklich in so hohem Grade komprimirt sind, um ein Ödem von solchen »kolossalen Dimensionen«, wie Heidenhain es beschreibt, zu erzeugen.

3) Wäre es nicht einfacher, das Ödem in der Submaxillardrüse

nach Chordareizung gerade so zu erklären, wie das Ödem in der Zunge nach Chordareizung zu erklären ist. Hier entsteht ein solches Ödem ohne Drüsenzellen und ohne komprimirte Venen. Dies Ödem wird nicht nur auf das einfachste erklärt durch die in dieser Arbeit vorgeschlagene Theorie, sondern es würde sogar von derselben gefordert worden sein. Wie gesagt, diese Theorie unterscheidet streng die Erweiterung der Gefäße und die dadurch bedingte erhöhte Blutzufuhr zu den Geweben und die specifische Thätigkeit der Kapillarwandungen, welche die Gewebe auf Erregung der Nerven hin mit erhöhtem Lymphstrom übergießt.

Sollten die hier vertretenen Ansichten über die sensorisch-motorische Natur dieses Nervengeflechts die richtigen sein, so wären endlich die trophischen Nerven aufgefunden, die wegen der vagen Vorstellungen, die mit diesem Namen verknüpft waren, nie rechten Fuß fassen konnten, die aber besonders wegen gewisser pathologischer Vorgänge doch immer wieder ein Existenzrecht verlangten.

Zusammenfassung der Resultate.

1) Die Endfasern der motorischen Nerven liegen auf dem Sarkolemm und sind mit SCHWANN'scher Scheide bis an ihr Ende nebst Kernen versehen.

2) Ob an den Kontaktstellen von Muskel- und Nervenfasern für absolute Berührung von Muskel- und Nervensubstanz gesorgt ist, oder ob da die genannten Membranen vorhanden sind, ist eine noch unentschiedene Frage.

3) Die epheuartigen, motorischen Nervenfasern sind von großer Wichtigkeit für die richtige Auffassung der obwaltenden Verhältnisse und zeigen u. A. auch, dass es nicht auf Nervenendigungen, sondern auf Kontaktstellen ankommt.

4) Die HENLE'sche Scheide ist offen und verwächst beim Frosche und gewissen Muskelfasern der Schlange mit nichts, während bei der typischen Endplatte sie die Endfasern wie eine Kappe bedeckt.

5) Da man beim Frosche keine »Sohle« findet, eben so wenig als bei manchen Fasern der Schlangen, kann das, was als Sohle aufgefasst wird, nichts für den Erregungsprocess des Muskels Nothwendiges sein; das Protoplasma, das den Endothelialzellen der terminalen Ausweitung der HENLE'schen Scheide angehört, fassen wir als die Sohlensubstanz auf; die Kerne der Endplatten gehören also theils diesen Zellen, theils der SCHWANN'schen Scheide der Endfasern zu.

6) Die glatten Muskeln haben keine »Nervenendigungen«, sondern ein terminales Netzwerk giebt zu Kontakt von Muskel und Nerv reichlich Gelegenheit.

7) Reichlicher als Muskelgewebe sind die Kapillargefäße mit Nervenfasern versehen, die denselben Bau besitzen, wie diejenigen der glatten Muskeln und identisch sind mit den Nerven der Drüsenkapillaren.

8) Dieses terminale Netz wird von vasodilatatorischen Fasern versorgt und steht mit sensorischen Nerven sowohl als mit dem Nervengeflecht, das die Arterien und Venen umspinnt, in Verbindung. Experimente haben gezeigt, dass diese Nerven einen Einfluss auf die Wandungen der Kapillaren ausüben können, in Folge dessen es zu vermehrter Transsudation von Lymphe kommt, und, da dies auch bei geringer Blutzufuhr in den größeren Gefäßen geschehen kann, sowie aus anderen Gründen hat man hier nicht an ein einfaches Weiterwerden der Kapillaren zu denken, sondern an eine aktive Funktion der Kapillarwandungen, ähnlich den Kontraktionen des Muskelgewebes.

Cleveland, Ohio, im März 1900.

Erklärung der Abbildungen.

Vergrößerung: 1) Leitz. Obj. V. Oc. 4 um die Hälfte reducirt: Fig. 1—12, 18, 20, 23. 2) Leitz, Obj. V. Oc. 4: Fig. 13, 14, 16, 19, 21, 22, 26, 27, 28, 29. 3) Leitz, Immersion $1/_{12}$: Fig. 15, 20, 25.

M, Muskelfaser; *N*, Nervenfaser; *HS*, Henle'sche Scheide; *c.c*, Kontaktstellen.

Tafel XXIII.

Fig. 1—10. Eine Reihe von motorischen Endigungen an den Muskeln des Frosches, die Kontaktstellen in verschiedenen Formen und Graden zeigen.

Fig. 1 zeigt Kontaktstellen *cc* abwechselnd mit weit abstehenden Bögen.

Fig. 2, 3, 4. Nervenendfasern mit kleinen Platten.

Fig. 5. Von *a* bis *b* kontinuirliche Kontaktstelle, zwischen *b* und *d* wechseln Kontaktpunkte *ccc* mit kleinen Bögen.

Fig. 6 u. 7. Verbindung von Muskel und Nerv durch kurze raupenfußartige Füße, mit kleinen Bögen, wo der Nerv frei ist.

Fig. 8. Nervenendigung mit dem Habitus der typischen Geweihe. Die Endfasern *a*, *b*, *c* sind nur theilweise mit der Muskelfaser verknüpft an den Kon-

taktpunkten. Die seitliche Faser (*a*) erklärt die anscheinenden Verdickungen an den Fasern *b* und *c*.

Fig. 9. Endigung mit Geweih, wo aber auch die Endfasern nur streckenweise Kontakt bilden. Die Bögen *B* sind desshalb so deutlich, weil der Sarkolemmschlauch theilweise entleert war durch Aufweichung der Muskelsubstanz vermittels Borax und Glycerin.

Für unsere Zwecke wäre die Zeichnung in größerem Maßstabe besser gewesen. Nur ein Theil der Kontaktstellen ist mit *ccc* bezeichnet.

Fig. 10. Hier fallen Endigung und Kontaktstelle zusammen. Die Endfasern sind in ihrer ganzen Ausdehnung mit der Muskelfaser verklebt.

Fig. 11 u. 12. Nervenfasern, die Kontakte bilden, ohne Endigungen zu besitzen.

Fig. 13. Nervenfaser mit kurzen Wärzchen, mit der Muskelfaser verknüpft.

Fig. 14. Nervenbündel mit Fasern, um die offenen HENLE'schen Scheiden *a*, *b*, *c*, *d*, *e* zu zeigen; *f* zeigt eine der Fasern, die sich an die Kapillargefäße wendet.

Fig. 15. Muskelfaser mit Nervenendfasern im Sprungbein der Heuschrecke. Von dem DOYÈRE'schen Hügel gehen noch feine Nervenfasern ab.

Fig. 16. Muskelbündel der Froschblase nebst Nervenfasern vom terminalen Plexus.

Fig. 17. Muskelfasern des Frosches, dickeren Kalibers, mit epheuartigen Nerven. Die Kontaktstellen, die sich an der Seite der beiden Muskelfasern befinden, erklären die Beeren oder Verdickungen, die auf der Faser liegen.

Fig. 18. Nervenendigung des Frosches, die beim Zerzupfen von der Muskelfaser *kd* abgestreift wurde und ganz frei in dem Zwischenraume *kd*—*ab* liegt, zum Beweis, dass Kerne vorhanden sind und die Endfasern nicht nackt sein können und mit dem Sarkolemm verbunden sind.

Tafel XXIV.

Fig. 19. Nervenendigung des Frosches. Durch Essigsäure und Hin- und Herschieben des Deckglases ist die Endfaser *b* abgestreift, was unmöglich wäre bei hypolemmaler Lage derselben.

Fig. 20. Muskelfaser von einer Spindel, um die abstehenden Bögen der Endfasern zu zeigen, und dass der zugehörige Kern auch in einiger Entfernung von der Muskelfaser liegen kann.

Fig. 21. Muskelfasern der Froschblase. Die dickeren Längslinien sollen nicht die Grenzen der Fasern, sondern die dem GERLACH'schen Fasersysteme angehörigen Fasern zeigen. Die Nervenfasern sind Theile des peripheren Nervengeflechts, entsprechen den Nervenendigungen der quergestreiften Muskeln.

Fig. 22. Nervenbündel des Frosches, das feine Nerven an die Kapillaren (*G*) abgiebt und motorische Fasern, die einige typische Endigungen zeigen, um dann als lange myelinfreie Faser weiter zu gehen mit vier weiteren Kontaktstellen *cccc*, die mit Wärzchen versehen sind.

Fig. 23. Kapillargefäß (Froschmuskel), mit den zugehörigen stärkeren zuleitenden und terminalen, dem Gefäß direkt anliegenden Nervenfasern. Man beachte die Kerne und Verdickungen der letzteren.

Fig. 24. Kapillargefäß vom Froschmuskel, durch Druck in Fragmente

zerlegt, die durch die feinen, terminalen Nervenfasern, die den Wandungen aufliegen, zusammengehalten werden.

Fig. 25. Arterie mit Kapillargefäß. Das Nervengeflecht der Arterie geht auf das des Kapillargefäßes über.

Fig. 26. Arterie von der Froschzunge, um das terminale Nervengeflecht der glatten Muskeln zu zeigen.

Fig. 27. Schnitt aus der Zunge des Frosches, um den Zusammenhang der Nerven der Papillen mit den Nerven der Kapillargefäße zu zeigen.

Fig. 28. Muskelfaser des Frosches, um die offene HENLE'sche Scheide zu zeigen.

Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren.

VI. Die Augen einiger Mollusken.

Von

Dr. **Richard Hesse,**

Privatdocenten der Zoologie und Assistenten am Zoolog. Institut zu Tübingen.

Mit Tafel XXV—XXXII und einer Figur im Text.

Die folgenden Untersuchungen können nicht den Anspruch erheben, ein zusammenhängendes Ganzes zu bilden; es sind Einzelforschungen, aufgenommen, wie es Material und Neigung gab, und lediglich verbunden durch die Einheit der Thiergruppe, auf die sie sich beziehen und die Fragestellung, von der sie ausgehen. Über den morphologischen Zusammenhang der behandelten, recht verschiedenartigen Sehorgane mich zu äußern, habe ich unterlassen — und eben so habe ich keinen zusammenfassenden Überblick mit Folgerungen allgemeiner Natur gegeben. Da, wo sich morphologische Fragen aufdrängen, habe ich sie in möglichster Knappheit erledigt. All das hat seinen Grund in dem Zweck, den ich bei der Vornahme dieser Untersuchungen verfolge: sie sollen, wie ihre Vorgänger, nur Materialien sein; sie sollen den Stoff liefern für eine vergleichende Übersicht über die Sehorgane bei den niederen Thieren besonders mit Rücksicht auf das Wesen der lichtrecipirenden Elemente. In dieser Beziehung glaube ich allerdings wieder einen Schritt voran gethan zu haben, und ich hoffe, vom Abschluss nicht mehr allzufern zu sein.

Die Abhandlung zerfällt in drei Theile: der erste beschäftigt sich mit einigen Muschelaugen (*Arca*, *Lima*, *Pecten*); der zweite hat die Augen der *Heteropoden* zum Gegenstand; der dritte bespricht einige Fragen über die Retina der *Cephalopoden*. Gern wäre ich vollständiger gewesen: auch die Gastropoden-Augen bedürften einer erneuten Untersuchung, und bei den behandelten Materien bleiben noch genug

Lücken auszufüllen; so wäre es wohl von Vortheil gewesen, die Augen von *Cardium edule* und womöglich auch die von *Cardium muticum* hereinzuziehen. Aber der Abschluss dieser Arbeit, die mich nun bereits mehrere Jahre beschäftigt, hat sich schon länger hingezogen als mir lieb ist — und schließlich musste ich mir sagen, dass es an Lücken auch nach weiteren Jahren nicht fehlen würde. So konnte ich mich nicht entschließen, die Veröffentlichung noch länger hinauszuschieben.

1. Die Augen einiger Muscheln.

A. Die Augen von Arca Noae.

Diese Augen sind schon wiederholt der Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen, so dass ihr äußeres Verhalten zur Genüge bekannt ist. Das Ziel meiner Nachforschungen konnte es daher nur sein, den feineren Bau der Einzelaugen, vor Allem die recipirenden Elemente zu erkennen; denn darüber gehen die Ergebnisse der bisherigen Untersucher sehr aus einander. Kurze Angaben über Lage und Zahlenverhältnisse der Arca-Augen nach den früheren Untersuchern will ich der Vollständigkeit wegen einfügen.

Die Augen von *Arca Noae* liegen auf der Mittelfalte des Mantelrandes, an deren innerer, den Kiemen zugekehrter Seite sich die Ursprungsstätte des Periostracums befindet; dieses überdeckt die Augen (RAWITZ). Bei der festsitzenden Muschel ist der mittlere Theil des Mantelrandes der Unterlage zugekehrt, kann also vom Licht nicht oder nur wenig getroffen werden; dem entsprechend sitzen die Augen nur vorn und hinten. PATTEN zählte bei einer *Arca Noae* von 8,5 cm Länge im linken Mantelrand 133 Augen, und zwar vorn 95, hinten 38; im rechten fand er 102. Die Augen sind verschieden groß und können aus 10—80 Einzelaugen bestehen.

Das Material, das mir zur Untersuchung diente, war theils in Pikrinschwefelsäure, theils in Sublimat mit 5 Procent Essigsäure konservirt. Um die Sehzellen möglichst von Pigmentzellen freizulegen, wurden Schnitte von 3 μ Dicke angefertigt. Zur Färbung diente vor Allem die HEIDENHAIN'sche Eisenalaun-Hämatoxylinmethode; daneben wurden Doppelfärbungen mit Eosin und DELAFIELD-schem Hämatoxylin angewendet. Das sehr widerstandsfähige Pigment wurde in der von JANDER (Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. XV, 1898, p. 163) angegebenen Weise durch Chromsalpetersäure entfernt. Es war dazu eine viertägige Einwirkung des Gemisches nöthig; doch blieb die histologische Beschaffenheit der Präparate völlig unverändert, wie Vergleiche mit ungebleichtem Material zeigten.

Die Augen von Arca wurden von WILL entdeckt und als »aggregirte« Augen erkannt. CARRIÈRE (6) beschreibt sie zuerst näher, als zusammengesetzt aus kegelförmigen Zellen, deren jede nach außen eine Cornealinse abgesondert habe und in ihrer Peripherie Pigmentkörnchen enthalte. Die letztere Angabe wurde von PATTEN (30) als irrthümlich nachgewiesen. Er zeigte, dass das Pigment in besonderen Zellen enthalten sei, die in zwei Lagen die unpigmentirten Sehzellen umgeben sollen; die Sehzellen (»retinophorae«) schildert er als ver-

schmolzen aus zwei Zellen, mit einem wohlerhaltenen und einem abortiven Kern versehen; eben so zeigt die sie nach außen deckende cuticuläre Kappe Spuren solcher Zweitheiligkeit. Außer der Nervenfaser, die an die pigmentlose Zelle herantritt, findet er noch solche, die an der ganzen Oberfläche derselben und zwischen den Pigmentzellen verlaufen. Diese sollen die cuticuläre Kappe der pigmentlosen Zelle mit einem Nervennetz eng umspinnen und in diese selbst Fäserchen senden; eben so soll in der Achse der Zelle, in Fortsetzung der an ihr Ende herantretenden Nervenfaser eine Faser bis in die cuticuläre Kappe verlaufen. In dieser Kappe (Stäbchen, »rod«), sieht er das percipirende Element. Der Kritik, welche CARRIÈRE (7) an dieser phantasiereichen Schilderung übt, kann ich fast völlig beistimmen. CARRIÈRE selbst kann nach erneuter Untersuchung manche von PATTEN's Angaben bestätigen. Er erkennt das Vorhandensein besonderer Pigmentzellen an, die theils die Sehzelle als Pigmentscheide eng umgeben und mit ihr ein »Ommatidium« bilden, theils ein Gerüst aufbauen, in dessen »Tüten« die Ommatidien stecken; er schildert jetzt die cuticuläre Kappe der Sehzelle genauer, und findet den nach innen vom Kern gelegenen Theil dieser Zelle fast ganz ausgefüllt durch einen kegelförmigen Körper von wahrscheinlich gallertiger, nicht fester Beschaffenheit. — Ganz ähnlich sind die Ergebnisse von RAWITZ (32), der nur über die Anordnung der Pigmentzellen mit CARRIÈRE verschiedener Meinung ist und zwischen den Ommatidien einzelne pigmentlose Stützzellen abbildet. Seine Hauptzeichnung des Auges (Fig. 10) erscheint sehr schematisirt; allerdings bezeichnet er sie selbst als »leicht schematisch gehalten«.

Das Komplexauge[1] von *Arca Noae* besteht, wie schon erwähnt, aus einer Anzahl von Einzelaugen oder Ommen, die wie beim Insektenauge angeordnet sind. Jedes Omma setzt sich zusammen aus einer Sehzelle und den sie umscheidenden Pigmentzellen. Alle Zellen tragen durchaus den Charakter verlängerter Epithelzellen und reichen von der Cuticula bis zur Basalmembran hinab.

An den schlank kegelförmigen, mit ihrem dicken Ende distal gerichteten Sehzellen kann man drei Theile unterscheiden: zu äußerst die Cuticula, dann den angeschwollenen kernhaltigen Theil, und endlich als proximalsten Abschnitt den schlanken, reizaufnehmenden Theil, der etwa die Hälfte von der Höhe der Zelle ausmacht.

Die Cuticula ist von CARRIÈRE (7) sehr zutreffend beschrieben als konvex-konkave Kappe, die der Zelle aufsitzt und mit ihrer Konvexität ein wenig über die benachbarte Cuticularfläche vorragt (Fig. 1 und 2); sie hat etwa die Form einer Popenmütze. Mit der Cuticula der Pigmentzellen, die viel dünner ist, steht sie in ununter-

[1] Gemäß einem Vorschlag, den mir Herr Dr. TH. BEER machte, gebrauche ich für »zusammengesetztes Auge« den bequemen Ausdruck »Komplexauge« — unter diesen Oberbegriff würden auch die Facetten-Augen der Arthropoden fallen. Als Synonym mit Einzelauge empfiehlt sich das kurze Wort »Omma«, nach dem gleichen Vorschlag.

brochenem Zusammenhange. Proximalwärts ist sie scharf abgesetzt gegen den Rest der Zelle, auf Schnitten sieht man sie jedoch sich seitlich in zwei Zipfeln zu beiden Seiten des Kerns heraberstrecken; das würde, ins Körperliche übersetzt, auf eine Membran in Form eines Cylindermantels deuten, die diesen Theil der Zelle überzieht und sich proximad verliert. Die Cuticula erscheint völlig homogen; eine besondere Struktur konnte ich an ihr nicht wahrnehmen, eben so wenig wie eine Zweitheiligkeit, oder Fasern, die in ihr verliefen, wie dies Patten in Text und Abbildungen schildert.

Der nun folgende Theil der Zelle enthält zunächst den Kern. Sowohl auf den mit Sublimat wie an den mit Pikrinschwefelsäure fixirten Präparaten liegt er der Konkavität der Cuticula dicht an; auf Carrière's Zeichnungen finde ich aber einen Zwischenraum zwischen beiden angegeben; Rawitz giebt gar keine proximale Grenze der Cuticula an — ich bin unsicher, ob ich das in meinem Sinne deuten darf, dass diese bis dicht an den Kern reicht. Der Kern ist von außen nach innen etwas abgeflacht; auf dem Querschnitt durch die Zelle (Fig. 4) erscheint er rund; im Ganzen ist er also dick linsenförmig. Gewöhnlich liegt er in der Mitte der Zelle; doch fand ich ihn zuweilen auch seitlich verschoben (Patten), und zwar auf medianen Längsschnitten, wo eine Täuschung durch schräge Schnittrichtung ausgeschlossen ist. Proximal vom Kern schwillt der Körper der Sehzelle eine Strecke weit an; dieser Theil ist an meinen mit Sublimat fixirten Präparaten von einer schwach blau färbbaren homogenen Masse erfüllt, in welcher am proximalen Ende der Anschwellung grobkörnige Massen liegen. Gegen den verschmälerten Basaltheil der Zelle finde ich diesen Abschnitt deutlich abgesetzt; besonders an Präparaten, die mit Eosin vor- und dann mit Hämatoxylin nachgefärbt wurden, hebt sich das homogene, basalwärts dunklere Blau des angeschwollenen Theils gegen den mehr röthlichen Ton des Basaltheils gut ab (Fig. 2). Vor dieser Grenze liegen die erwähnten körnigen Massen: mit Eisen-Hämatoxylin färben sie sich dunkel schwarzblau, bei Eosin-Hämatoxylinfärbung erscheinen sie leuchtend roth in der bläulichen Grundmasse. An mit Pikrinschwefelsäure fixirten Objekten vermisse ich diese Massen und finde sie nur in Sublimatpräparaten; man könnte sie daher für Niederschläge erklären wollen — aber dagegen sprechen zwei Gründe: einmal finden sie sich stets an der gleichen Stelle, und zwar nur hier, nicht auch an anderen Wandpartien dieses Zelltheiles, und dann lässt sich an ihnen immerhin eine gewisse Anordnung erkennen (Fig. 2): es liegen

die kleinsten Kügelchen stets proximal, distal nehmen sie an Größe zu, häufig erscheint auf Schnitten die Anordnung zweireihig.

Carrière (7) und mit ihm Rawitz (32) geben an, dass basal vom Kern eine gleichmäßige, durch Osmium gebräunte und mit Hämatoxylin dunkel färbbare homogene Masse liege, die, in Gestalt eines kegelförmigen Körpers nahezu den ganzen Rest der Zelle einnehmen soll. Zuweilen finden sie die Beschaffenheit dieser Masse axial dichter, gegen die Peripherie heller. Von grobkörnigen Granulationen haben sie nichts beobachtet. Um die Grenze des angeschwollenen mittleren Zellabschnittes gegen den schlankeren basalen erkennen zu können, bedarf es sehr dünner Schnitte, die genau durch die Achse der betreffenden Sehzelle gehen, und distinkter Färbungen; es ist mir daher leicht erklärlich, dass sie übersehen wurde. Carrière bemerkt und zeichnet (Fig. 3) den Unterschied in der Gestalt und auch in der Färbung, erklärt aber die hellere Färbung des basalen Theiles aus dessen geringerer Dicke; wie aber schon bemerkt, beschränkt sich der Färbungsunterschied nicht auf die Intensität der Farbe, es ist auch bei Doppelfärbungen eine gegensätzliche Färbung vorhanden. Aus der völlig schematischen Zeichnung von Rawitz ist lediglich nichts zu entnehmen. — Es lässt sich nicht leicht entscheiden, ob wir in den groben Körnern in der Basis des mittleren Abschnittes der Sehzelle präformirte Bildungen vor uns haben, die bei Osmiumbehandlung durch Quellung verschwinden und daher Carrière entgangen sind, oder ob durch Sublimat eine Fällung eintritt, die bei Osmiumeinwirkung nicht stattfindet; ich möchte aus den oben angegebenen Gründen das Erstere annehmen. Patten's Beobachtungen scheinen nach seiner Schilderung den meinen ähnlich zu sein, er sagt: »the broad outer end of the retinophorae ... is filled with a clear, finely granular protoplasm, a narrow area of structureless and refractive fluid surrounding the larger nucleus. The remaining portion of the cell is occupied by closely packed, transparent and refractive globules, divided into two groups, an outer one composed of larger globules, and an inner one of smaller ones«. Die äußere Gruppe der »globules« wäre ich geneigt mit den körnigen Massen im mittleren Zelltheil, die innere mit dem inneren Zelltheil gleichzusetzen. Leider geben mir Patten's Abbildungen keinen Anhalt dafür, ob diese Auslegung richtig ist.

Was die physiologische Bedeutung dieses mittleren Abschnittes der Sehzelle betrifft, so glaube ich, dass er besonders durchsichtig ist, um dem Licht das Vordringen bis zu dem dritten Zelltheil zu gestatten, in dem ich die recipirenden Elemente der Zelle zu finden meine. Vielleicht wirkt er als Linsencylinder im Sinne Exner's wie der Krystallkegel der Insekten, vielleicht auch ist er nur ein Schaltstück, durch welches die receptorischen Theile der Zelle möglichst weit proximad verschoben werden. Es wird dadurch für die optische Isolirung derselben ein augenfälliger Vortheil erreicht; denn in die distalen Theile der Pigmentröhre gelangen auch viele Strahlen von Punkten, die seitlich von der verlängerten Achse der Sehzelle liegen, und deren Strahlen hauptsächlich in die benachbarten Pigmentröhren fallen; in die Tiefe der Pigmentröhre

aber dringen nur Strahlen von Punkten, die ganz oder nahezu in der verlängerten Achse der Sehzelle liegen. Würden also die receptorischen Elemente in den äußeren Theilen der Pigmentröhre liegen, so müssten sich die von benachbarten Sehzellen »bestrichenen« Bezirke großentheils decken; dagegen reihen sie sich mosaikartig an einander, wenn die Reception der Reize erst in der Tiefe der Pigmentröhren stattfindet. So sind denn auch in den Ommen anderer Komplexaugen, sowohl bei Arthropoden wie bei *Branchiomma*, die recipirenden Theile weit von der Oberfläche des Auges entfernt. Schon diese Erwägung wäre hinreichend, PATTEN's Annahme, dass die Cuticularkappe der Sehzelle von *Arca* als Stäbchen fungire, unwahrscheinlich zu machen; denn dann wäre der ganze Aufwand von Pigmentzellen zur optischen Isolirung der Sehzelle unnütz.

Der dritte Abschnitt der Sehzelle schließlich, der ihre basale Hälfte bildet, wird dadurch gekennzeichnet, dass in seiner Achse ein vielfach geschlängelter Strang verläuft, der im proximalen Ende in einen etwas dünneren geraden Faden übergeht (Fig. 1 und 2). Der axiale Strang ist auf Quer- und auf Längsschnitten, die diesen Theil der Zelle bloßlegen, stets deutlich zu sehen, besonders bei Anwendung der HEIDENHAIN'schen Färbung, etwas weniger bei einfacher Hämatoxylinfärbung. Bei stärkerer Vergrößerung sieht man von ihm quer zur Richtung der Zellachse feine Fäserchen ausstrahlen, besonders auf Querschnitten (Fig. 3). Das erinnert außerordentlich an das Verhalten des recipirenden Theiles in den Sehzellen von *Branchiomma* (15, V). Diese Bildungen sind klein und schwierig wahrzunehmen, und ich verhehle mir nicht, dass gerade der Vergleich mit dem *Branchiomma*-Auge, der ja schon durch den ganzen Aufbau des Auges von *Arca* nahe gelegt wird, dazu verführen könnte, dergleichen in die Präparate »hineinzusehen«. Ich habe mit Rücksicht darauf wiederholt geprüft und glaube, bei allem Skepticismus meinerseits, obige Angabe machen zu können. Dann wäre die Deutung der vorliegenden Verhältnisse gegeben: der axiale Strang besteht aus Neurofibrillen, deren feinste Enden senkrecht zur Zellachse von ihm ausstrahlen und die eigentlichen wahrnehmenden Elemente bilden; der Strang würde dann in den Nervenfaden am Ende der Sehzelle übergehen. Verdickungen am Ende der vom Strang ausstrahlenden Fibrillen habe ich nicht bemerkt.

Die Anordnung der Pigmentzellen scheint mir wenig interessant; ich habe jedoch mein Augenmerk darauf gerichtet und will hier meine Befunde mittheilen, weil die Ansichten meiner Vorgänger in der Untersuchung darüber

aus einander gehen. Eine so regelmäßige Anordnung in zwei Kreisen zu je vier Zellen, wie sie PATTEN schildert, konnte ich nirgends wahrnehmen; nach der Lage der Kerne dieser Zellen zu urtheilen, die oft zu dreien dicht neben einander liegen und dann etwa nur ein Drittel vom Umfang der Pigmentscheide einnehmen, müssen mehr Zellen in diese Scheide eingehen (Fig. 4). Die Zellen dürften wohl sehr schlank sein; ich habe häufig recht kleine Querschnitte gesehen; und die Form der Kerne, deren Länge den Durchmesser des etwa runden Querschnitts vielmals übertrifft, weist ebenfalls auf eine gestreckte Gestalt der Zellen hin. Zuweilen bemerkt man auch, dass zwischen zwei Sehzellen sich an einer Stelle nur e i n e Pigmentzelle einschiebt (Fig. 4 bei *x*), was ja auch den Zweck der optischen Isolirung der Zellen vollkommen erfüllt, dagegen nicht dazu stimmt, dass jede Sehzelle durchweg ihren gesonderten Pigmentmantel hat, wie es allerdings meist der Fall ist. Dazwischen finden sich dann Pigmentzellen, die keiner Sehzelle unmittelbar benachbart sind, an einer Stelle sah ich eine ziemliche Anzahl solcher Zellen bei einander; aber ein zusammenhängendes Gerüst, in dem die Ommen (Sehzellen + Pigmentmantel) stecken, sah ich sie nicht bilden; auch fand ich keinen Unterschied in der Pigmentfarbe zwischen diesen eingeschalteten Zellen und denen des Pigmentmantels, wie CARRIÈRE (7) angiebt und abbildet. Pigmentlose Stützzellen, die nach RAWITZ zwischen den Ommen regelmäßig vorkommen sollen, sah ich bei *Arca Noae* nirgends; bisweilen zeigen die Präparate eine Lücke zwischen den Ommen; diese halte ich aber für ein Kunstprodukt; jedenfalls fand ich nie einen Kern darin, der die Anwesenheit einer pigmentlosen Zelle an dieser Stelle beweisen könnte.

Zwischen Sehzellen und Pigmentzellen einerseits und dann auch zwischen den Pigmentzellen unter einander sieht man an entpigmentirten Präparaten, die nach HEIDENHAIN gefärbt sind, feine dunkel gefärbte Fasern verlaufen. Sie gehen oft den Zellen parallel, biegen auch in verschiedenster Weise um, können einen geschlängelten Verlauf nehmen und selbst oft ganze Strecken weit der Oberfläche parallel laufen (Fig. 5). In der nächsten Umgebung einer Sehzelle können drei oder vier verlaufen, und an entsprechenden Schnitten erkennt man ihre Querschnitte als feine dunkle Punkte außen am Zellrande (Fig. 3). Nirgends konnte ich eine Andeutung dafür finden, dass diese Fasern in die Zelle eintreten; auch in die cuticulare Kappe dringen sie nicht ein, wie PATTEN schildert und zeichnet; bei der scharfen Deutlichkeit der Fasern in meinen Präparaten lässt sich das mit Sicherheit behaupten. Ob sie mit Fasern unterhalb der Epidermis zusammenhängen, kann ich nicht bestimmt angeben, halte es aber für wahrscheinlich. Eben so wenig vermag ich anzugeben, ob sie Nervenfasern sind oder nicht; knopfförmige Endigungen unter der Cuticula vermochte ich jedenfalls nicht wahrzunehmen; dagegen sehe ich an einer Faser deutlich, dass sie schleifenförmig umbiegt und wieder proximad verläuft (Fig. 1, links oben). In der Nachbarschaft des Auges konnte ich in der Epidermis ähnliche Fasern erkennen;

sie sind somit nichts für das Auge Specifisches, und falls sie wirklich Nervenfasern sein sollten, was ich nicht glaube, so hätten sie doch dann mit der Aufnahme von Lichtreizen nichts zu schaffen — wenigstens würden sie nicht, wie PATTEN meint, die eigentlichen Nervenendigungen des Sehorgans sein.

Die Einstülpungen der Epidermis, die mit einem Sekretkörper ausgefüllt sind und von PATTEN als »invaginated eyes« bezeichnet werden, habe ich zwar gesehen, gehe hier aber nicht näher auf sie ein, da ich an ihnen nichts fand, was sie als Organe des optischen Sinnes erscheinen lassen könnte.

Das Auge von *Arca* (und das nahe verwandte von *Pectunculus*) kann mit keinem anderen der bisher bekannten Mollusken-Augen verglichen werden. Vielleicht kommen ähnliche Zellen, wie seine Sehzellen, hier und da verstreut vor bei Muscheln, die gegen Lichtreize reagiren, ohne dass man bei ihnen Augen kennt — eben so wie Einzelaugen, die denen von *Branchiomma* entsprechen, bei anderen Würmern über die Haut verstreut gefunden werden. Den Vergleich mit dem Branchiomma-Auge haben wir oben schon berührt; die Ähnlichkeit geht sehr weit: beide haben außen eine Cuticularverdickung, welcher der Kern eng anliegt; dann folgt ein durchsichtiges Schaltstück, und schließlich im basalen Theil der Zelle der reizaufnehmende Apparat, wie wir ihn oben schon des Genaueren in Parallele gesetzt haben. Es bringt uns nicht voran, wenn wir diese Organe als konvergente Bildungen bezeichnen. Außerdem ist unsere Kenntnis von der Verbreitung einzelner Sehzellen, wie sie in beiden Fällen zu Komplexaugen zusammentreten, zu gering, um eine Homologie und gemeinsame Abstammung wenigstens der Elemente dieser Organe auszuschließen.

B. Die Augen von Lima squamosa.

Schon länger waren bei *Lima excavata* schwarze Punkte am Mantelrande bekannt und als Augen angesehen. SCHREINER (34) hat dieselben in neuerer Zeit untersucht und ist zu dem Ergebnis gekommen, dass wir es hier wirklich mit Sehorganen zu thun haben, mit Grubenaugen, die denen von Patella nahe stehen. Ganz ähnliche Bildungen fand ich bei *Lima squamosa*, und auch mich führte die Untersuchung zu dem Ergebnis, dass sie als lichtrecipirende Organe fungiren. Doch weicht meine Auffassung vom Bau dieser Organe im Einzelnen nicht wenig ab von dem, was SCHREINER über dieselben mittheilt. Desshalb mögen sie hier kurz besprochen werden.

Am Mantelrande von *Lima squamosa* stehen zwischen den beiden äußeren Tentakelreihen in Abständen von etwa 2 mm eine Anzahl länglicher dunkler Punkte, mit ihrer Längserstreckung senkrecht zur Richtung des Mantelrandes (Fig. 7); bei einer Länge von etwa 300 μ sind sie 150 μ breit (Fig. 8); bei Betrachtung der Punkte in ihrer natürlichen Lage erscheint die rothbraune Pigmentirung im Inneren dunkler als am Rande, wo man auch klar die Grenzen der pigmentirten Zellen unterscheiden kann. In der Nachbarschaft des Schlosses fehlen die Punkte jederseits auf eine Strecke von 1—1$^1/_2$ cm, sonst sind sie um den ganzen Rand des Mantels verbreitet; ich zählte bei einem Exemplar von 5 cm dorsoventralem Durchmesser auf der linken Seite 18, auf der rechten 15 Augen. In den seitlichen Theilen des Mantelrandes, wo die Tentakel weniger dicht bei einander stehen, sind die Augenflecke leichter zu finden. Da die Furche, in der das Periostracum entspringt, nach innen (branchialwärts) von den Augen liegt, so werden sie außen von diesem dünnen Häutchen überdeckt, wie das auch bei den Augen von *Arca* der Fall ist.

Das Material, welches ich zur Schnittuntersuchung verarbeitete, stammt theils aus Rovigno, theils aus Neapel, wo *Lima squamosa* häufig vorkommt. Die Manteländer wurden in Pikrinschwefelsäure nach KLEINENBERG, in Sublimat mit 5 Procent Essigsäure und in Formol konservirt; zur Färbung verwandte ich theils Hämalaun, ev. mit Eosin kombinirt, theils Hämatoxylinfärbung nach Vorbehandlung der Schnitte mit Eisenalaun. Auch Totalfärbung der Mantelränder mit Hämateïn IA nach APÁTHY (1) gab mir gute Präparate. Herrn Prof. Dr. SEELIGER in Rostock verdanke ich's, dass ich auch die von SCHREINER bearbeiteten Augen von *Lima excavata* nachuntersuchen konnte: er überließ mir gütigst ein Stück vom Mantelrand dieser Muschel, die Prof. BLOCHMANN aus Norwegen mitgebracht hatte. Wenn auch die Alkoholkonservirung die Feinheiten im Bau des Auges verwischt hatte, so konnte ich doch zweifellos feststellen, dass die Augen bei *Lima squamosa* die gleichen Gebilde sind wie sie bei jener Art vorkommen, und dass ein Vergleich meiner Ergebnisse mit denen SCHREINER's völlig gerechtfertigt ist.

Die Augen von *Lima squamosa* sind sackförmige Einsenkungen der Epidermis, wie das SCHREINER von *Lima excavata* beschreibt. Sie liegen mit ihrer Mündung dicht nach außen neben der Periostracumfurche (Fig. 9). Der Hohlraum der Einstülpungen ist von wechselnder Größe; in der Tiefe schwankt er zwischen 200 und 340 μ, in der Länge misst er zwischen 107 und 132 μ, in der Breite 27 bis 53 μ; alle diese Messungen wurden an konservirtem Material ausgeführt. Die Einstülpungsöffnung ist etwas verengert.

Die Wände der Einstülpung bilden eine Fortsetzung des Körperepithels; gegen das unterliegende Gewebe ist das Epithel der Augen-

grube scharf abgegrenzt durch eine Basalmembran. Das Epithel besteht aus zweierlei Zellen, wie dies Schreiner beschreibt: die einen enthalten in ihrem freien Theil bis zu der Stelle, wo der Kern liegt, ein körniges rothbraunes Pigment; gegen die Oberfläche des Epithels sind sie breit, gegen die Basalmembran laufen sie spitz zu; der schlanke Kern färbt sich mit Hämatoxylin gleichmäßig dunkel. Die anderen Zellen entbehren des Pigments, sind größer, hell, distal von den Enden der pigmentirten Zellen etwas eingeschnürt, sonst aber breiter als diese; da wo sie dicht stehen, sind sie schlank (Fig. 11*a*), wo sie weniger dicht stehen sind sie breit, fast birnförmig; ihr Kern liegt etwa am Beginn des basalen Drittels und ist rund; er färbt sich nicht so gleichmäßig wie derjenige der Pigmentzellen, sondern zeigt auf hellem Grunde zahlreiche Chromatinkörner vertheilt. Diese Zellen setzen sich gegen den Hohlraum der Augengrube in einen Kolben fort, der dem Zellkörper im Aussehen gleicht, und dessen Form am besten die Abbildung (Fig. 11) zeigt; auf dem Querschnitt sind die Kolben rund; überall zeigen sie scharfe Konturen. Am basalen Ende ziehen sich die hellen Zellen, wie man bei günstiger Schnittrichtung sehen kann, in eine Faser aus; die Fasern verlaufen nach innen von der Basalmembran gegen den Grund der Augengrube und treten dort, zu einem Strang vereinigt, durch die Basalmembran; der Faserstrang geht zum Ringnerven des Mantels und tritt in diesen ein (Fig. 9).

Aus dieser Schilderung geht hervor, dass die hellen Zellen von nervöser Beschaffenheit sind — ich nenne sie Sehzellen — und ihre basalen Fortsätze als Nervenfasern angesehen werden müssen; der zum Ringnerven führende Faserstrang wäre der Sehnerv des Auges, die Fortsätze, die den freien Enden der Zellen aufsitzen, wären Stäbchen. Die mit den Sehzellen alternirenden pigmentirten Zellen dagegen zeigen nichts, was für eine nervöse Natur sprechen könnte. Vielmehr gehen von ihnen gegen das Lumen des Auges hin Fäden aus, die sich dort mit einer homogenen Füllmasse ohne irgend welche Grenze verbinden; Fäden wie Füllmasse färben sich mit Hämatoxylin dunkelblau. Ich halte desshalb die pigmentirten Zellen für Sekretzellen. Wir haben also ähnliche Verhältnisse wie im Auge der littoralen Raubanneliden (15, V), pigmentlose, stäbchentragende Sehzellen, und pigmentirte Sekretzellen. Auch in ihrem histologischen Charakter stimmen die Zellen mit den entsprechenden Zellen der Anneliden-Retina überein.

In der äußeren schmalen Wand des Auges fehlen in der Nähe

der Einstülpungsöffnung die Sehzellen ganz (Fig. 10*a*); die pigmentirten Sekretzellen stehen daher dort eng neben einander (Fig. 12), und von ihnen geht eine Menge von Sekretfäden aus, die mit ihrem anderen Ende in die Füllmasse der Augengrube übergehen. Hier ist die Drüsennatur dieser Zellen besonders deutlich.

SCHREINER's Ansicht über die Bedeutung der beiderlei Zellen ist von der eben begründeten abweichend. Er betrachtet die pigmentirten Zellen als Sehzellen und sagt, dass sie einen dünnen Ausläufer in das Mesodermgewebe schicken; es gelang ihm aber nicht, die Ausläufer derselben bis zum Ringnerven zu verfolgen, und von einem Faserstrang, wie der oben geschilderte Sehnerv, weiß er nichts. Die Beziehungen der pigmentirten Zellen zur Füllmasse (»Gallertmasse«) hat er nicht erkannt; er wäre sonst wohl vor der falschen Deutung bewahrt geblieben. Dagegen glaubte er, dass die Fortsätze der hellen Zellen, die er sehr wohl gesehen hat, an einzelnen Stellen in die Gallertmasse übergehen — in meinen Präparaten sind aber diese Fortsätze überall, wo sie nicht schräg getroffen sind, von einer scharfen Linie begrenzt. Außer diesem angeblichen Übergange der Zellfortsätze in die Gallertmasse macht er für die Drüsennatur der hellen Zellen noch geltend, dass man in den Schleimzellen des Mesodermgewebes eben so große runde Kerne findet, wie jene sie haben; daher vermuthet er auch eine mesodermale Herkunft dieser Zellen, die wahrscheinlich ins Epithel eingewandert seien. Meine Auffassung ist genugsam schon dadurch gestützt, dass ich Nervenfasern von diesen Zellen abgehen sehe.

Die als »Stäbchen« aufgefassten Fortsätze der Sehzellen habe ich näher untersucht, um ihren feineren Bau zu ergründen. Sie sind 8,6—12 μ lang und haben in ihrem distalen Theile einen Durchmesser von 5,3 μ. Sie bestehen aus einer fein granulirten Masse, die dem Plasma der Sehzellen gleicht und an manchen Präparaten ganz fein längsgestreift zu sein scheint. Bisweilen sah ich in ihnen eine dünne, etwas stärker hervortretende Fibrille verlaufen (Fig. 11*a*), ohne zunächst deren Bestand zweifellos darthun zu können; erst an Formolpräparaten, die ich nach APÁTHY's (1) Vorschrift mit dessen Hämateïn IA färbte, konnte ich in den meisten Stäbchen diese Fibrille mit Sicherheit erkennen (Fig. 11*b*). Sie verläuft der Länge nach durch das Stäbchen, häufig ein wenig gebogen, und erscheint am Ende zu einem kleinen Knöpfchen verdickt. Nicht selten konnte ich die Fibrille in den Körper der Sehzelle hinein verfolgen (Fig. 11*b*) und bisweilen durch die ganze Zelle verlaufen sehen; es ist mir höchst wahrscheinlich, dass sie in die Nervenfaser eintritt. Somit haben wir hier eine ganz ähnliche Einrichtung der Stäbchen wie bei den littoralen Raubanneliden und den Alciopiden.

Ich habe die Organe von vorn herein als Augen bezeichnet; ich muss das kurz begründen. Als Sinnesorgane erweist sie die Ver-

bindung ihrer Zellen mit dem Mantelnerven. Dass es Organe des Lichtsinnes sind, dafür spricht die bei so vielen Augen wiederkehrende Pigmentirung, und die eigenartige Beschaffenheit der Sinneszellen, die ein stäbchenartiges Gebilde tragen.

Dieser Ansicht dürften vielleicht die Ergebnisse folgender Versuche zur Stütze dienen, wenn sie auch für sich allein nur beweisen, dass bei *Lima squamosa* Organe vorhanden sein müssen, die Lichtreizen zugänglich sind. Das Thier erweist sich nämlich außerordentlich empfindlich gegen Beschattung: hält man ein graues Blatt Papier zwischen das Becken mit Muscheln und das (nach Norden gelegene) Fenster, so ziehen die Thiere sofort ihre Tentakeln ein — bei Lampenlicht war allerdings solche Abblendung nicht wirksam. Dagegen zeigt die verwandte *Lima inflata*, der solche Augenpunkte fehlen, weder bei plötzlicher Belichtung noch bei Beschattung irgend welche Reaktion. Allerdings reagirt die ebenfalls augenlose *Lima hians*, wie NAGEL (28) berichtet, lebhaft auf Belichtung.

SCHREINER vergleicht die Augen von *Lima* mit denen von *Patella*, und gewiss mit Recht: in beiden Fällen haben wir grubenförmig versenkte epitheliale Augen. Wenn er aber für diesen Vergleich geltend macht, dass diesen beiden Augen die Stäbchen fehlen, so ist er in einem doppelten Irrthum: bei *Lima* habe ich hier das Vorhandensein von Stäbchen nachgewiesen, bei *Patella* zeigt sie ein einfaches mit Eosin und Hämatoxylin gefärbtes Präparat leicht. Damit fällt auch der Gegensatz dieser beiden gegen *Haliotis*, wo Stäbchen auch von SCHREINER angegeben werden. Ins Einzelne vermag ich diesen Vergleich nicht zu verfolgen, da ich über den feineren Bau der Stäbchen bei *Patella* und *Haliotis* keine Erfahrungen habe.

C. Die Augen von Pecten und Spondylus.

Außer den Augen der Insekten und denen der Cephalopoden hat in der Reihe der Wirbellosen wohl kaum ein Auge die Untersucher so gereizt wie das von *Pecten*. Wir besitzen eine ganze Reihe zum Theil recht eingehender Untersuchungen über diese Organe. Aber immer noch gilt HENSEN's Ausspruch: »wie viel Mühe wird erforderlich, bis man wirklich den ganzen Bau dieses Kubikmillimeters erfasst hat«, immer noch bleibt mancherlei Räthselhaftes, das spätere Untersucher zur Anspannung ihres Scharfblicks und Scharfsinnes auffordert. Wenn ich hier auch mancherlei Neues über den Bau dieser Organe beizubringen vermag, so harrt doch die Hauptfrage, die nach dem Verlauf des distalen Nerven im Auge, nach wie

vor ihrer endgültigen Lösung; was ich darüber bieten kann, ist am Ende unvollkommen und nur hypothetischer Natur. Vielleicht hilft es einem Nachfolger auf den rechten Weg!

Allen Stellen nachzugehen, wo ein paar Bemerkungen, vielleicht ganz unzutreffender Art, über das *Pecten*-Auge gemacht wurden, habe ich hier um so weniger Veranlassung, als ja für den, der hieran Interesse findet, die ältere Litteratur von Rawitz (31) auf acht Seiten und die älteren Angaben englischer Sprache von Patten (30) besprochen sind, und überdies noch von Carrière (7) eine eingehende Vergleichung der Ergebnisse vorliegt, zu denen er selbst (6), Patten (30) und Rawitz (31) gelangt waren. Ich will also von früheren Untersuchungen nur diejenigen hervorheben, welchen wir besondere Fortschritte in der Kenntnis der Sehorgane von *Pecten* zu verdanken haben; damit wird zugleich in großen Umrissen eine Beschreibung des Auges gegeben sein.

Poli, der die Augen von *Pecten* zuerst bemerkte, hat keine genauere anatomische Beschreibung von ihnen geliefert. Die vollkommenste unter den älteren Schilderungen dieser Organe ist die von Krohn (24). Er beschreibt das Auge als eine in einen besonderen Stiel eingesenkte Kapsel, die dicht unter dem äußeren Hautüberzuge gelegen, in ihrem Inneren zwei transparente Substanzen enthalte, welche durch ein membranöses feines Septum geschieden sind und in deren äußerer er eine Linse, in deren innerer er »das die Lichteindrücke aufnehmende Nervengebilde« vermuthet. Hinter dem letzteren findet er noch ein Tapetum und eine Pigmentschicht. Der äußere Hautüberzug ist bis auf eine vordere runde Wölbung, die der Cornea des Menschenauges vergleichbar ist, undurchsichtig gemacht durch eine Pigmentschicht (welche nach des Verfassers irrthümlicher Annahme unter, nicht in dem Hautüberzug liegt). Vom Ringnerven des Mantelrandes entspringt der Augennerv, der sich im Augenstiel in zwei Äste spaltet, deren einer gegen den Boden der Kapsel stößt und dort in einige feine Reiser zerfährt, während der andere um die Außenfläche der Kapsel bis in die Gegend der Linse geht und von dort bis in die Mitte des Septums verfolgt werden kann. Den Zusammenhang der Nerven mit dem »die Lichteindrücke aufnehmenden Nervengebilde« zu beleuchten, muss er künftigen Untersuchungen überlassen. Alle diese Angaben (mit der bezeichneten Ausnahme) haben sich bestätigt; sehr vortheilhaft zeichnet sich Krohn's Untersuchung auch durch vorsichtige Nomenklatur aus — offenbar ein Ausfluss der dazumal noch wenig verbreiteten Einsicht, dass nicht alle Augen nach dem Schema des Wirbelthierauges gebaut zu sein brauchen. — Den nächsten bedeutenden Fortschritt machte unsere Kenntnis der *Pecten*-Augen durch Hensen's (14) vortreffliche Untersuchungen. Ihm verdanken wir eine genaue Analyse der Retina; er findet sie aus drei Schichten zusammengesetzt, zwei Zellschichten und der Stäbchenschicht, die sich von außen nach innen folgen. Die erste Zellschicht sind spindelförmige Zellen, die theils mit abgeflachten, theils mit zugespitzten Enden am Septum hängen und gegen die Stäbchen bezw. in die Seitenwülste der Retina Fäden nach abwärts senden. Die Zellen der zweiten Schicht

sind cylindrisch, wenden ihre abgeflachten Enden den Stäbchen zu, die spitzen Enden verlaufen, von der Mitte aus divergirend, nach außen und gehen dort kontinuirlich in die Fasern des hinteren Nerven über, die das Auge von hinten her becherartig umfassen. Die Fasern des vorderen Nerven durchbohren das Septum und treten mit den Zellen der ersten Zellenlage in Verbindung. Viele Einzelheiten des feineren Baues, die HENSEN ermittelte und spätere Untersucher großentheils bestätigt haben, werden wir im Laufe dieser Abhandlung noch zu berücksichtigen haben. — Der Befund PATTEN's (30), dass die Kerne von HENSEN's zweiter Zellschicht, den Stäbchenzellen, nicht nahe der Stäbchenschicht, sondern in den Randtheilen der Retina liegen, ist ein weiterer Fortschritt. Was sonst die neueren Untersucher, besonders über die Beschaffenheit der Retina, im Einzelnen beigebracht haben, ist noch nicht außer Diskussion; ich werde es jedes Mal mit den Ergebnissen meiner eigenen Untersuchung vergleichen und dort meine Stellung dazu erörtern. Es sind die Angaben von CARRIÈRE (6, 7), PATTEN (30), RAWITZ (31) und SCHREINER (34). Viele, mehr statistische Angaben über die Farbe des Tapetums und des Pigmentes, über die Zahl und Vertheilung der Augen bei den verschiedenen Arten finden wir besonders bei CARRIÈRE und RAWITZ.

Das Auge von *Spondylus* ist weit weniger untersucht als das von *Pecten*, aus verschiedenen naheliegenden Gründen: das Material ist weniger leicht zu haben, die Augen sind ziemlich klein, und die Untersuchung ergab eine weitgehende Ähnlichkeit mit den *Pecten*-Augen, so dass es bequemer und lohnender erschien, feine anatomische Verhältnisse an diesen letzteren zu studiren. Wir werden unten sehen, dass allerdings die Ähnlichkeit eine große ist, dass aber in einem Punkte eine entschiedene Abweichung besteht, und dass ferner die Untersuchung des *Spondylus*-Auges sich desshalb lohnt, weil das Erkennen mancher Verhältnisse bei ihm leichter ist als bei dem von *Pecten*.

HICKSON (16), der das *Spondylus*-Auge zum Gegenstand einer besonderen Mittheilung machte, fand als einzige Unterschiede gegen *Pecten* die Kürze des Augenstiels, die weit gegen die Linse gerückte Lage der Retina, wodurch eine geringe Entwicklung des »Glaskörpers« bedingt werde, und die geringe Einbuchtung der Membrana limitans der Retina. CARRIÈRE (6) sagt: »die inneren Theile des Auges sind die nämlichen wie bei *Pecten*, aber kleiner; die vorkommenden Abweichungen erscheinen mir zu unbedeutend, um hier näher darauf einzugehen«.

Das Material, welches ich untersuchte, ist ein ziemlich großes — wenn ich es auch leicht noch hätte vermehren können: es umfasst sieben Arten von *Pecten* (*P. jacobaeus* L., *maximus* L., *opercularis* L., *inflexus* Poli, *pusio* L., *tigrinus* Müll. und *aratus* Gm. var. *crebricostata* O. Sars) und *Spondylus gaederopus* L. *P. maximus* und die beiden letztgenannten *Pecten*-Arten verdanke ich der Güte des Herrn Professor BLOCHMANN, der dieselben von Norwegen mitgebracht hat; die beiden kleineren Arten waren mir von besonderem Nutzen, da die Retina ihrer kleinen Augen durch die geringe Zahl der eingehenden Elemente leichter für die Untersuchung zugänglich ist.

An den großen Augen von *Pecten jacobaeus* hoffte ich dadurch günstige Ergebnisse zu bekommen, dass ich recht viele verschiedene Arten der Konservirung anwandte, von denen die einen diese, die anderen jene Struktureigenthümlichkeiten vorzugsweise gut erhalten könnten. Ich verwandte Sublimat in koncentrirter Lösung, einfach, mit 5 Procent Essigsäure, oder mit Zusatz von gleichen Theilen 95%igen Alkohols; ferner ZENKER's Sublimatgemisch und von Osmiumgemischen die HERMANN'sche Flüssigkeit. Nach dem Rathe von Dr. LIST in Neapel, der damit gute Erfahrungen gemacht hatte, fixirte ich eine Anzahl Augen in Sublimat oder in Pikrinsalpetersäure, nachdem sie zuvor für 5 Minuten in 10%iges Formol gelegt waren. Endlich wandte ich die von W. H. COX (Anat. Hefte, 1. Abth., Bd. X, p. 75—103) angegebenen Gemische von 30 Theilen Sublimat mit 10 Theilen Formol (bezw. eben so viel 1%iger Osmiumsäure) und 5 Theilen Essigsäure an, die COX für die Fixirung von fibrillären Elementen in Ganglienzellen besonders vortheilhaft gefunden hatte. Es zeigte sich vor Allem ein auffallender Unterschied zwischen den Präparaten, die mit Sublimat- und denen, die mit Osmiumsäure-haltigen Mitteln fixirt waren; die ersteren erschienen etwas geschrumpft gegenüber letzteren, die wiederum Spuren von Quellung (z. B. in Formveränderungen der Linse) zeigten; ersteren muss ich den Vorzug geben für meine Zwecke. — Zur Färbung verwandte ich besonders die HEIDENHAIN'sche Hämatoxylinmethode, und daneben Hämalaun und DELAFIELD's Hämatoxylin, zuweilen nach Vorfärbung mit Orange G. Die Nachvergoldung nach APÁTHY's Vorschrift hatte nicht den gewünschten Erfolg, eben so die GOLGI-sche und die Methylenblaufärbung.

Außerdem konnte ich eine Anzahl ganz junger Pecten von 1—1½ mm Durchmesser untersuchen, die ich bei einem Aufenthalte in Rovigno sammelte; die Artzugehörigkeit konnte ich nicht bestimmen. Sie wurden in schwacher FLEMMING'scher Lösung konservirt und mit Safranin gefärbt.

Die Zellen des Cornea-Epithels nehmen bei *Pecten jacobaeus* und bei den meisten anderen nach der Mitte mäßig an Höhe zu, bei *P. tigrinus* nähert sich die Gestalt der Cornea schon mehr derjenigen von *P. pusio*, wie sie von PATTEN und RAWITZ dargestellt ist. An den seitlichen Wänden der Zellen konnte ich Zacken von der Größe, wie sie PATTEN abbildet, nicht erkennen, stimme vielmehr mit CARRIÈRE (7) darin überein, dass dichtstehende feine Intercellularbrücken von Zelle zu Zelle gehen, wie Flächenschnitte durch die Cornea deutlich zeigen. Im bindegewebigen Theil der Cornea konnte ich keine Fasern finden, die, von den Epithelzellen ausgehend, diesen durchsetzen; eben so lauten die Angaben von RAWITZ und CARRIÈRE gegen PATTEN's gegentheiligen Befund.

Was die Linse angeht, so ist ihre Gestalt von PATTEN richtig geschildert und gut abgebildet. In CARRIÈRE's (6) Abbildungen erscheint sie breitgedrückt, wie ich es in meinen Osmiumpräparaten finde, wohl in Folge von Quellung. Sie besteht, wie schon lange bekannt, aus zahlreichen, dicht neben einander gepackten Zellen, deren Körper sich an einander abplatten und bisweilen eigenthümliche

Formen auf den Durchschnitten zeigen. Die Zellen enthalten ein fein granulirtes Protoplasma und einen nicht gerade großen, oft excentrisch gelegenen und der Peripherie genäherten Kern, der sich mit Eisenhämatoxylin gleichmäßig dunkel färbt. Sie sind durch scharfe, dunkel gefärbte Linien im Schnittpräparate gegen einander abgegrenzt: die Linien sind das Schnittbild der Zellmembran. An Schnitten, wo die Linse Risse bekommen hat, sieht man zuweilen die dünne Membran von der Zelle abgehoben (Fig. 17*d*). Der Angabe von Rawitz, die Zellen seien membranlos, kann ich eben so wenig wie Carrière (7) zustimmen.

In den Zellen der Linse erkannte ich an Präparaten von *P. jacobaeus*, die mit Sublimat fixirt und theils nach Heidenhain's, theils nach Benda's Eisenhämatoxylin-Methode gefärbt sind, ein bemerkenswerthes Strukturverhältnis (Fig. 17). Außer dem Kerne ist in dem fein granulirten Plasma der Zelle ein dunkel gefärbter Punkt sichtbar, von dem aus nach der Peripherie zahlreiche feine, aber sehr deutliche Fäden ausstrahlen; man kann sie schon mit den gewöhnlichen starken Trockensystemen (Seibert V, Oc. I) sehen. Sie verlaufen in der überwiegenden Mehrzahl ganz gestreckt; nur einzelne erscheinen etwas gebogen. Alle Fäden gehen von dem einen Punkte aus, und alle, so weit ihre Enden nicht außerhalb des Schnittes liegen, sind bis zur Zellmembran zu verfolgen. Dass sie sich dort fest inseriren, erhellt daraus, dass an Präparaten, wo ein schmaler Riss die Zellmembran vom Protoplasma trennt, die Fäden über die Lücke hinweg zur Membran zu verfolgen sind (Fig. 17*d*).

Es liegt ohne Weiteres nahe, dieses System von Strahlen, die von einem Punkte in der Zelle ausgehen, mit den centrirten Radiensystemen zu vergleichen, die bei der mitotischen Kerntheilung überall auftreten und jetzt auch in vielen ruhenden Zellen nachgewiesen sind. Zum Beweise, dass es mit jenen identisch ist, müssten wir allerdings erst zeigen, dass es wirklich bei der Theilung dieser Zellen eine Rolle spielt. Das ist mir freilich nicht möglich: aber da die Anordnung völlig die gleiche ist wie in jenen anderen Fällen, darf ich wohl die Strahlen als organische Radien, und ihren Ausgangspunkt, den Insertionsmittelpunkt des Systems, als Centralkörperchen der Zelle ansehen. An wenigen Objekten dürften sich die Radien so deutlich bis an die Zellmembran verfolgen lassen, wie gerade hier. Die einzelnen Strahlen sind völlig glatt, ohne die Anschwellungen, welche sie z. B. bei den Leukocyten zeigen. Im Inneren des Centralkörperchens vermag ich keine besondere Struktur zu erkennen.

Die Lage des Centralkörperchens auf den Schnitten ist eine sehr verschiedene: in einzelnen Fällen liegt es von dem Kern gegen die Zellmitte (Fig. 17 *b*, *d*), in anderen gegen die Peripherie (Fig. 17 *e*); ich fand es nicht selten ganz nahe der Peripherie gelegen (Fig. 17 *a*, *c*). Da jedoch diese Zellen in ihrer Gestalt sehr wenig Regelmäßigkeit zeigen und mannigfach verschieden sind, je nach ihrer Zusammenlagerung, und da man ferner aus einem Durchschnitt auf die Gesammtgestalt der Zelle nicht schließen kann, so ist es nicht möglich hier einen Zusammenhang zwischen Lage des Centralkörperchens und Gestalt der Zelle festzustellen; eben so wenig aber lässt sich behaupten, dass ein solcher Zusammenhang nicht existire.

Wichtig ist, dass wir es hier offenbar mit einem dauernden Bestand der organischen Radien und einer dauernden Insertion derselben am Centralkörperchen und an der Zelloberfläche zu thun haben. Alle Zellen der Linse zeigen das gleiche Verhalten. Es ist also die Annahme ausgeschlossen, dass hier nur eine Vorbereitung zur Mitose vorliege; ja ich habe überhaupt nie eine solche gefunden, bin aber weit entfernt desshalb ihr zeitweiliges Vorkommen für unwahrscheinlich zu halten.

Dasselbe Verhalten der Linsenzellen fand ich auch bei *Pecten maximus*, *opercularis*, *tigrinus* und *aratus*, wenn auch nicht in solcher Auffälligkeit wie bei *jacobaeus*. Ich vermuthe, dass es sich mit geeigneten Mitteln bei allen Arten nachweisen lässt. Bei *Spondylus* konnte ich an meinen Präparaten die Radien nicht auffinden.

Was hat nun dieses Strahlensystem für eine Bedeutung für die Linsenzellen? Ich glaube nicht fehl zu gehen mit der Vermuthung, dass wir hierin eine Einrichtung vor uns haben, die bestimmt ist, die Elasticität der Zellen zu erhöhen. Die Thatsache, dass die Radien, gleichviel in welcher Richtung sie verlaufen, fast ausnahmslos ganz gestreckt sind, lässt auf das Vorhandensein einer gewissen Spannung in der Zelle, eines Überdrucks, schließen. Ich finde nun in Bezug hierauf die Ausführung Heidenhain's (13) sehr einleuchtend, dass, cellulären Überdruck vorausgesetzt, »die Widerstandsfähigkeit der Grenzschicht dadurch erhöht wird, dass sie von innen her durch die in Spannung befindlichen Zellenfäden an Hunderten und Tausenden von Punkten gleichsam festgehalten wird«. Das Protoplasma allein würde zu wenig konsistent sein, um nach Deformirung durch äußere Ursachen wieder zur früheren Gestalt zurückzukehren. Dagegen wird ein solches System gespannter Fäden, wenn es aus seinem Gleichgewicht gebracht wird, leicht den alten

Zustand wieder herstellen, und so die Zelle in ihre frühere Gestalt zwingen.

Die Linsen anderer Thiere bestehen meist aus Substanzen von einer Widerstandskraft und Elasticität, die größer ist als bei einer gewöhnlichen Zelle mit plasmatischem Inhalt, noch dazu wenn deren Wände nicht durch Verdickung besonders gefestigt sind; ich brauche nur an die Linsen der Wirbelthiere oder Cephalopoden, ja selbst an die von *Alciope* oder *Helix* zu erinnern. In der cellulären Linse von *Pecten* wird diese Konsistenz der Linsensubstanz durch die besprochene Einrichtung ersetzt: es wird dadurch verhindert, dass durch irgend welche mechanische Einwirkung eine dauernde Veränderung in der Gestalt der Linse hervorgerufen wird. Es ist naheliegend zu glauben, dass auch für physiologische Veränderungen der Linsenform, die durch die Wirkung eines Accommodationsmuskels eintreten, hier die antagonistische Vorrichtung gegeben sei.

In der That finde ich bei *Pecten* eine Einrichtung, die dazu geeignet scheint, die Form der Linse zu verändern. An Schnitten, die bei *P. jacobaeus* oder *maximus* senkrecht zur Augenachse geführt werden, sieht man an dem ersten Schnitt, der die Linse trifft, eine große Anzahl in verschiedener Richtung gekreuzter Fasern (Fig. 18*a*); an den folgenden Schnitten nehmen die Fasern nur den Rand des Linsenquerschnittes ein und können bei oberflächlicher Einstellung noch eine Strecke weit nach innen verfolgt werden; Fig. 18*b* zeigt ein Stück einer solchen Randpartie. In dieser Weise lassen sie sich verfolgen bis an die Kante, welche die äußere Linsenfläche umrandet. Es geht daraus hervor, dass die Fasern der äußeren Linsenfläche aufliegen, also zwischen Linse und Cornea gelegen sind. Sie sind mit einer gewissen Regelmäßigkeit vertheilt, und die kranzförmigen Bezirke, in denen sie den runden Linsenquerschnitt rings umgeben, weisen nach allen Seiten eine gleich dichte Vertheilung der Fasern auf. Die einzelnen Fasern verlaufen gestreckt oder in leichtem Bogen, oft mehrere einander parallel, nie geschlängelt wie die Bindegewebsfasern im Grundgewebe des Augenstiels. Verstreut dicht unter dem Faserbelage der vorderen Linsenfläche, besonders zahlreich in der Mitte der Vorderfläche, finden sich Kerne (Fig. 18*a*, *mbk*), die sich von den Kernen der Linsenzellen durch ihr Aussehen leicht unterscheiden lassen; sie sind meist oval, zuweilen rund, und enthalten stets ein großes Kernkörperchen, außerdem eine Anzahl Chromatinkörner in lichter Vertheilung (Fig. 18*d*) — während die Kerne der Linsenzellen dicht mit färbbarer Substanz

erfüllt sind und daher in Eisenhämatoxylin-Präparaten gleichmäßig schwarzblau aussehen. Die Kerne sind von einer geringen Menge von fein granulirtem Plasma umgeben, und dieses steht in Zusammenhang mit einer Anzahl parallel verlaufender Fasern (Fig. 18*d*). Ich halte die Fasern für Muskelfasern, die Kerne mit dem umgebenden Plasma für die zugehörigen Myoblasten. Schon die Art, wie die Fasern mit Zellen zusammenhängen, spricht dagegen, dass es Bindegewebsfasern sein möchten; im gleichen Sinne deute ich ihr Aussehen und ihre Anordnung. Vollends entscheidend für mich betreffs ihrer Deutung war das Ergebnis einer Färbung mit Pikrinsäure und Säurefuchsin: während die Grundsubstanz des Bindegewebes sich überall hellroth färbte und die darin gelegenen Bindegewebsfasern sich dunkelroth davon abhoben, hatte keine der in Rede stehenden Fasern auch nur eine Spur Säurefuchsin angenommen; sie waren gelb wie die Muskelfasern im Augenstiel. — Auch an Medianschnitten durch das Auge kann man diese Muskelfasern nachweisen, besonders da, wo sie quergeschnitten sind: sie sitzen dann als kleine, dunkel gefärbte Punkte oder Striche dicht unter der bindegewebigen Corneaschicht (Fig. 14 und 15). Auch die Myoblastenkerne findet man an solchen Schnitten, besonders in der Mitte der Linsenvorderfläche (Fig. 18*c*, *mbk*), wo sie als schmale Gebilde unter der Faserlage liegen und durch ihr helles Innere sowie durch das Kernkörperchen vor den Kernen der Linsenzellen sich auszeichnen.

Die Muskelfasern habe ich auf Schnitten, die senkrecht zur Augenachse geführt waren, bei *P. maximus* und *jacobaeus* nachgewiesen; an Medianschnitten kann man sich überzeugen, dass sie auch bei allen übrigen von mir untersuchten *Pecten*-Arten vorkommen. Bei *Spondylus* habe ich vergeblich nach ihnen gesucht, eben so wie nach dem Radiensystem in den Linsenzellen.

Diese Fasern erstrecken sich bis zum Rand der Linse und nicht weiter; dort scheinen sie mit aufgesplitterten Enden in den benachbarten Theilen der Augenkapsel sich festzuankern. Wenn in den Präparaten sich die Linse durch Reagentienwirkung von der Cornea abgelöst hat, haften sie bisweilen der Linse, bisweilen der Cornea an. Da jedoch beim lebenden Thier die Linse mit der Cornea fest verbunden ist — wie man auch in Präparaten bei abgelöster Linse stets Trümmer der Linsenzellen an der Cornea haften sieht — so hat das auf die Art ihrer Wirkung keinen Einfluss; diese wird in beiden Fällen die gleiche sein: eine Verkleinerung des Umfanges des Linsenrandes. Damit dies eintreten kann, müssen die Linsenzellen,

die der Außenfläche benachbart sind, zusammengepresst werden und ihre Masse wird nach außen oder innen ausweichen. Ein Ausweichen nach außen ist aber nicht möglich, da eine stärkere Wölbung der Außenfläche verhindert wird durch den Druck, den die hier aufliegenden kontrahirten Fasern ausüben. Die Zellen weichen somit nach innen aus, und dadurch wird eine stärkere Wölbung des zuvor etwa halbkugeligen inneren Linsentheils eintreten: er wird jetzt einen größeren Kugelabschnitt bilden, aber von einer Kugel mit kleinerem Radius als zuvor. Dadurch wird der Focus näher an die Linse herangerückt, die Linse wird von näheren Objekten als vorher ein deutliches Bild auf der Retina entwerfen. Es wäre also in dieser Weise eine aktive Accommodation des *Pecten*-Auges für die Nähe denkbar. Tritt Erschlaffung der Muskelfasern ein, so werden die Zellen der Linse in Folge ihrer Elasticität, die sie dem beschriebenen Radiensystem verdanken, zu ihrer früheren Gestalt zurückkehren, die ganze Linse wird also wieder ihre frühere, mehr abgeflachte Form gewinnen, wird wieder für fernere Gegenstände eingestellt sein.

So wäre auch für die Art der Accommodation durch Veränderung der Linsengestalt ein Beispiel in der Reihe der Wirbellosen vorhanden. In den bisher bekannten Fällen von Accommodation bei Wirbellosen geschieht diese durch Veränderung der Entfernung zwischen Linse und Retina, wie BEER (4) für die Cephalopoden nachgewiesen hat, und wie ich (15, V) für die Alciopiden aus den vorliegenden anatomischen Verhältnissen erschließen zu können glaube. Dort aber ist es, wie auch bei den Fischen, eine Accommodation für die Ferne, während das ruhende Auge für die Nähe eingestellt ist; die anatomischen Einrichtungen bei *Pecten* lassen umgekehrt auf eine aktive Accommodation für größere Nähe schließen.

Das Alles sind nur Schlüsse, zu denen mich die anatomischen Befunde veranlasst haben. HENSEN meint zwar, wegen der Dicke der Stäbchenschicht sei eine Accommodation bei *Pecten* unnöthig; aber ich vermag den vorhandenen Mechanismus nicht anders zu deuten. Die Probe auf die Richtigkeit meiner Schlüsse kann freilich nur der physiologische Versuch liefern — wenn diese kleinen Objekte überhaupt einem solchen zugänglich sind!

PATTEN untersuchte die isolirte Linse von *P. opercularis* und schreibt davon: »here one may see .... a special accumulation of circular fibres to form two contractile rings close together on the inner and outer surface of the lens«. Er nimmt an, dass es bei *P. jacobaeus* eben so sein möchte. Vielleicht entspricht

der »kontraktile Faserring«, den er am Rande der äußeren Linsenoberfläche beobachtet und abbildet, dem oben von mir geschilderten Muskelbelag. Aber ich sah freilich keine ringförmig angeordneten, sondern nur wie Sehnen im Kreis verlaufende Fasern; auch ist nach meiner Beobachtung die ganze äußere Fläche von ihnen bedeckt, nicht bloß der Rand. Dafür, dass diese Fasern kontraktil seien, bringt PATTEN keinen Grund bei. Einen Faserring an der inneren Linsenoberfläche konnte ich bei *P. jacobaeus* nicht finden: an PATTEN's Fig. 19, wo er die Querschnitte der Fasern zwischen Linse und Cornea bei *P. jacobaeus* im Allgemeinen so einzeichnet, wie auch ich sie finde, ist nichts von einem zweiten Faserring angegeben, dessen Faserquerschnitte man doch eben so sehen müsste. Auch bei *P. opercularis*, an der PATTEN auf einem Totalpräparat der Linse den Faserring beobachtete, sehe ich wohl die Querschnitte der äußeren Fasern, aber nichts, was auf einen solchen inneren Ring deutete. Die übrigen Fasersysteme, die er auf der Außenfläche der Linse bemerkte, konnte ich an meinen Schnittpräparaten nicht wahrnehmen, eben so wenig wie eine Linsenmembran. RAWITZ (31) und CARRIÈRE (7) konnten keine dieser Angaben PATTEN's bestätigen.

Die Retina hat, nach dem treffenden Vergleich SCHREINER's (34), etwa die Form eines gefüllten Tellers, dessen Konkavität nach außen gekehrt ist. HENSEN lehrte zunächst zwei Zellschichten in ihr kennen, eine distale, dem Septum zugekehrte (erste Zellschicht HENSEN's, Spindelzellenschicht CARRIÈRE's, äußere Ganglienzellschicht PATTEN's, Schicht der Ganglienzellen RAWITZ's) und eine proximale, deren Zellen jede ein Stäbchen trägt. PATTEN fügte dazu noch eine dritte Art zelliger Elemente, die er als innere Ganglienzellen, RAWITZ als sekundäre Ganglienzellen bezeichnet, und deren Kerne zwischen den stäbchentragenden Enden der Stäbchenzellen gelegen sind, dem Übergang in die Stäbchen mehr oder weniger nahe.

Die Stäbchenzellen sind am besten bekannt. Ihre freien Enden sind nach innen gekehrt und setzen sich dort in die Stäbchen fort; die entgegengesetzten Enden strahlen von der Mitte aus gegen den Rand der Retina, enthalten dort den Kern und gehen dann in eine Nervenfaser über, die außen um die Augenkapsel herum gegen den Boden derselben läuft, wo sich alle diese Fasern zum proximalen Aste des Sehnerven vereinigen. Das Plasma der Zelle geht am inneren Ende direkt in das Stäbchen über, ohne dass etwa durch eine Einschnürung äußerlich die Grenze zwischen beiden angedeutet wäre. Zwischen den Enden der Stäbchenzellen breitet sich eine feine Haut aus, welche Löcher für den Durchtritt der Stäbchen hat, eine »Siebmembran«; ich komme unten noch auf sie zu reden.

Die einzelnen Stäbchen sind schlank kegelförmig und gleichen ihrem hellen Aussehen nach ganz den Stäbchenzellen; an ihrem Ansatz an die Zelle sind sie viel breiter als an ihrem freien Ende (vgl. Fig. 31 *a* und *b*). Sie sind umgeben von einer gleichmäßigen, zu-

sammenhängenden Masse, wie das Carrière beschrieben hat, die sich mit Eisenhämatoxylin dunkel färbt und im Inneren zahlreiche dunklere Körnchen von verschiedener Gestalt enthält (Fig. 31 *zws*). Schnitte durch die Stäbchenregion senkrecht zur Sehachse zeigen, dass wir es hier nicht mit einzelnen Stäbchenmänteln zu thun haben, wie Patten, Rawitz und Schreiner gegen Carrière (7) behaupten. Alle meine Präparate, Quer- sowohl wie Medianschnitte, zeigen dies zur Genüge. Der Stäbchenmantel scheint mir wohl desshalb immer wieder aufgefunden, weil man ihn für ein rechtschaffenes Stäbchen für nothwendig erachtete. Auch Carrière (7) will auf dem kreisförmigen Querschnitt des Stäbchens wieder einen Unterschied zwischen einem inneren und äußeren Theil bemerken. Ein rein plasmatisches Stäbchen erschien als ein Unding. Gerade in der cuticularen Substanz der Hülle glaubte man früher das Wesentliche zu sehen, da man bei den meisten Stäbchen eine Neurofibrille im Inneren nicht kannte. Ich habe schon bei der Besprechung der Stäbchen des *Alciopiden*-Auges (15, V) darauf hingewiesen, dass diese Ansicht unbegründet sei. Bei dem Auge von *Lima squamosa* kommt man gar nicht in Versuchung, einen cuticularen Theil des Stäbchens herausdeuten zu wollen, und die Verhältnisse bei *Pecten* bieten vollends eine Stütze meiner Ansicht, auf die ich auch unten bei der Umdeutung der Grenacher'schen Auffassung der Cephalopoden-Stäbchen noch zurückkommen muss. Dass die Masse, in der die Stäbchen stecken, sich mit Osmiumsäure stark dunkel färbt, kann ich bestätigen; fettig möchte ich sie desshalb noch nicht nennen, wie es Carrière thut. An frischen Zupfpräparaten gerinnt sie sehr leicht und tritt in großen Tropfen zwischen den Stäbchen hervor; auch an ungenügend konservirten Präparaten fand ich einmal den Raum zwischen Retina und Tapetum von solchen Tropfen erfüllt, die den Anschein dort aufgehäufter lymphoider Zellen hervorzurufen geeignet waren.

Die Stäbchen sowohl wie die Stäbchenzellen werden ihrer ganzen Länge nach von einer Nervenfibrille durchzogen. Im Stäbchen hat sie oft einen etwas geschlängelten Verlauf; in der Zelle verläuft sie mehr gestreckt; sie zieht seitlich am Kern vorbei und geht schließlich in die Nervenfaser ein, welche die Fortsetzung der Zelle bildet. Im Stäbchen ist die Faser sehr leicht nachzuweisen, viel leichter als in ihrem weiteren Verlauf; auch in frischen Zupfpräparaten ist sie dort deutlich zu erkennen. Auf Schnitten, die mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind, sticht sie durch ihre dunkle Färbung hervor, aber nicht

bei allen Augen in gleicher Weise; bei völlig gleich konservirtem Material kann ihre Deutlichkeit verschieden sein, ohne dass ich irgend einen Grund dafür anzugeben wüsste. In den Zellen ist die Faser fast immer weniger deutlich. Das hat zunächst seinen Grund wohl darin, dass sie meist in diesem Theil dünner ist. Bei *P. aratus* (Fig. 21 und 22) scheint dies nicht der Fall zu sein — hier konnte ich sie besonders an den kurzen Zellen aus den Seitentheilen der Retina mühelos durch die ganze Zelle verfolgen. Vielleicht aber ist auch die Konsistenz der Fibrillen innerhalb der Zelle eine andere als im Stäbchen. In manchen Fällen konnte ich mehrere Fibrillen in einem Stäbchen bezw. einer Zelle erkennen; die Abbildungen Fig. 15 und 21 bei * zeigen das in Stäbchen von *P. aratus* und *tigrinus*, und in Fig. 23 bei * ist solche Duplicität der Fibrille auf dem Querschnitte durch eine Stäbchenzelle von *P. aratus* zu erkennen.

Die Nervenfibrillen in Stäbchen und Zelle wurden schon von HENSEN (14) erkannt, wenn er auch ihren Zusammenhang nicht nachzuweisen vermochte: er schildert und zeichnet die Fibrille im Stäbchen, und am Ende der Zelle, wo diese in die Nervenfaser übergeht, fand er, dass der Nerv hier durch die Zelle hindurchgeht, »ohne darin aufzugehen«. Dann wurde die Fibrille genau verfolgt von PATTEN; er glaubte auch noch reichliche Verästelungen der Fibrille im Stäbchen zu erkennen und Verbindungen mit den Fibrillen der Nachbarstäbchen; aber keiner der Nachuntersucher konnte dies bestätigen. Auch BÜTSCHLI (5) zeichnet die Fibrille, jedoch nur in der Zelle, nicht im Stäbchen; im Texte darauf einzugehen lag nicht im Bereiche seines Themas. RAWITZ (31) glaubt im Stäbchen einen Kanal annehmen zu sollen, in welchem die Fibrille verlaufe; davon konnte ich weder in Längs- noch in Querschnitten etwas entdecken, und auch SCHREINER (34) stellt fest, dass der »Achsenfaden« ein völlig gleichartiges, solides Gebilde sei. Letzterer kann die Fibrille nicht über das Stäbchen hinaus in die Zelle verfolgen; dass sie dort oft undeutlicher ist, habe ich schon gesagt; ich glaube aber auch, dass aus meiner Fig. 22, die völlig naturgetreu ist, zweifellos ihre Anwesenheit hervorgeht.

CARRIÈRE (7) konnte es mit den damaligen histologischen Anschauungen nicht vereinigen, dass eine Nervenfaser »in eine lebende Zelle hinein und durch sie hindurch wachsen könnte«, und meint daher, die PATTEN'sche Hypothese von der Zweizelligkeit der Stäbchenzelle (Retinophora) sei völlig logisch, da eine Faser nur dadurch scheinbar in das Innere einer Zelle gelangen könne, dass zwei Zellen, zwischen denen eine Faser liegt, verschmelzen unter gleichzeitiger Reduktion einer der beiden Zellen. Auch v. LENHOSSÉK (25) ist in neuerer Zeit von ähnlichen Skrupeln geplagt und bekämpft die Angabe GRENACHER's, dass die Retinazelle der Cephalopoden und deren Stäbchen von einer »Nervenfaser« durchzogen seien, weil man sich nicht denken könne, dass eine solche Faser in eine Zelle »hineinwachse«. Nach den neueren Errungenschaften der Histologie, insbesondere nach APÁTHY's (1) bahnbrechenden Untersuchungen, können wir solchen Befunden gegenüber keine Bedenken mehr haben. Es ist nicht eine Nervenfaser, die innerhalb der Zelle verläuft, sondern eine Neurofibrille, die in Ganglien- und Sinneszellen eben so wie in Nervenfasern gefunden

wird und nur einen Bestandtheil der letzteren ausmacht. Die Sinneszelle geht hier ununterbrochen in die Nervenfaser über und ihre Neurofibrille in die Neurofibrille der Faser. Gerade bei Sehzellen kennen wir jetzt eine reiche Menge von Beispielen für ein solches Verhalten: bei den Cephalopoden entdeckte sie Grenacher, bei den Nereiden und Alciopiden ließen sie sich nachweisen, oben haben wir einen neuen Beleg dafür bei *Lima squamosa* gefunden, und auch bei den Pectiniden ist es so.

Um die Zahl der Stäbchen zu ermitteln, habe ich mit Hilfe eines Ocular-Netzmikrometers bei *P. jacobaeus* an Flächenschnitten durch die Retina einige Zählungen ausgeführt und gefunden, dass auf einen Quadratmillimeter zwischen 24 000 und 27 500 Stäbchen kommen. Es wurden dabei 70 Quadrate des Mikrometers ausgezählt an zwei Objekten. Die Zahlen werden nicht viel von der Wirklichkeit abweichen; denn bei der regelmäßigen Stellung der Stäbchen war die Stäbchenzahl in den verschiedenen ausgewählten Quadraten nur wenig verschieden. Nimmt man den Durchmesser der stäbchentragenden Retinafläche von *P. jacobaeus* $^1/_3$ mm groß an, — es sind das durchaus nicht die größten Augen — so ist der Inhalt dieser Fläche, wenn man sie vollkommen kreisförmig denkt, etwa 0,088 qmm, und es würden darauf zwischen 2100 und 2400 Stäbchen stehen. Da jedes Stäbchen einem besonderen Reize zugänglich ist, können von einem solchen Auge eben so viele Einzelreize aufgenommen werden, wie etwa von dem Komplexauge einer Heuschrecke, das 2000 Facetten besitzt. Nur ist der Gesichtskreis des *Pecten*-Auges wohl viel kleiner.

Rawitz folgert aus der Thatsache, dass die Stäbchen nur im Centrum des Auges liegen und die Pectiniden daher kein peripheres Gesichtsfeld haben, dass »ein Gegenstand, wenn er wahrgenommen werden soll, größer sein muss als der Durchmesser eines Auges beträgt, und mehrere Augen auf einmal oder schnell hinter einander decken muss« — mit welchem Rechte, ist mir nicht ersichtlich. Die Versuche, die er damit in Übereinstimmung zu bringen sucht, könnte man der Mehrzahl nach mit ganz ähnlichen Ergebnissen an einer hochgradig skioptischen augenlosen Muschel, wie Venus verrucosa wiederholen, deren Verhalten gegen Beschattung Nagel (28) genauer schildert. Wenn, was ja wahrscheinlich ist, ein ausgedehnter Gegenstand nicht von mehreren Augen der Muschel zugleich in seiner ganzen Ausdehnung übersehen werden kann, sondern von ihm — wenigstens wenn er nahe ist — jedes Auge nur einen Theil zu sehen vermag, so braucht es dafür nicht eine Bezeichnung wie »lineares musivisches Sehen« — noch dazu unter solchem Missbrauch des für ganz ungleichartige Verhältnisse üblichen Ausdrucks »musivisches Sehen«.

Wie die Stäbchenzellen mit den proximalen Nerven, so sollen die Zellen der ersten Zellschicht Hensen's mit dem distalen Nerven in Verbindung stehen. Der distale Nerv tritt um die äußere, der

Schale zugekehrte Augenwand herum, biegt dann auf die Außenseite des Septums über, das sich zwischen Retina und Linse quer durch das Auge zieht, und tritt in der Mitte der Außenfläche in dieses Septum ein, dergestalt, dass er außen, innen und seitlich von seiner Substanz umgeben wird (Fig. 28); so verläuft er noch eine Strecke weit innerhalb des Septums. Während dieses Verlaufes löst er sich in einzelne Fasern auf, die das Septum vollends durchbohren und nach innen gehen.

Das Septum des *Pecten*-Auges besteht aus einer homogenen Masse, die sich mit Eisenhämatoxylin dunkelblau färbt. Kerne konnte ich in seinem Inneren nicht finden; nur da, wo der Nerv sich in das Septum einbohrt, liegen ihm von außen eine Anzahl Kerne an. In der Mitte erscheint es am dicksten, nach den Seiten zu nimmt es an Dicke ab; es lässt sich aber trotzdem bei der intensiven Färbung, die es in Eisenhämatoxylinpräparaten annimmt, bis ganz an den Rand der Retina verfolgen. — Bei *Spondylus* ist ein Septum von gleicher Beschaffenheit nicht vorhanden: der distale Nerv verläuft ähnlich wie bei *Pecten* und zieht, in einigem Abstand von der Retina bis vor deren Mitte; dort biegt er gegen die Retina um. Zwischen Nerv und Retina, also da wo bei *Pecten* das Septum liegt, schiebt sich hier eine Lage von Zellen ein, die einen großen Theil der äußeren Retinafläche bedecken; sie stehen epithelartig neben einander, kehren ihre breiten proximalen Enden der Retina zu und konvergiren mit den distalen, spitz zulaufenden Enden gegen die Mitte, dahin, wo der Nerv nach innen umbiegt; diese spitzen Enden enthalten den kleinen, dunkel gefärbten Kern (Fig. 16). Sie bilden so eine flache Zellenpyramide. Zwischen den einzelnen Zellen bleiben kanalartige Lückenräume; der Nerv spaltet sich in einzelne Fasern auf, und diese verlaufen durch jene Intercellularlücken gegen die Retina. Seitliche Schnitte durch dieses celluläre Septum treffen die Lücken schräg und lassen die in ihnen verlaufenden Nervenfasern deutlich erkennen (Fig. 19). Das proximale Ende der Septumzellen ist durch eine feine Linie, die parallel der Basis geht, gegen die übrige Zelle abgegrenzt, und zeichnet sich durch etwas hellere Färbung aus; es läuft also ein heller Saum die ganze Basis der Zellpyramide entlang (Fig. 16). Es scheint hier eine substantielle Veränderung der Zellen vorzuliegen — welcher Art vermag ich nicht zu sagen.

Das celluläre Septum vertritt also bei *Spondylus* genau die Stelle des homogenen Septums von *Pecten*. Da die Augen im ganzen

übrigen Bau so auffallend übereinstimmen, muss man diese beiden Theile wohl einander homologisiren. Zweifellos sind dann die Verhältnisse bei *Spondylus* ursprünglichere — denn aus einem zelligen Septum könnte sich wohl durch Verschmelzung der Zellen und Untergang ihrer Kerne ein homogenes Septum bilden, aber nicht umgekehrt. Da aber das Septum von *Pecten* im ausgebildeten Zustande keine Spur mehr von ursprünglicher zelliger Zusammensetzung zeigt, so bleibt es der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung vorbehalten, hierin das letzte Wort zu sprechen. PATTEN lässt allerdings das Septum aus Zellen entstehen; doch bedürfen seine Untersuchungen wohl noch der Bestätigung.

Den Verlauf des distalen Nerven an der nach außen (der Schale zu) gekehrten Seite des Auges stellte RAWITZ fest. Nach seiner Angabe soll der Nerv auf der Außenfläche der Retina nach innen vom Septum verlaufen; alle anderen Untersucher stimmen darin überein, dass er auf dessen Außenseite liegt. Im Septum sah PATTEN nur bei jungen Thieren deutliche Kerne, CARRIÈRE giebt an, dass solche vorhanden seien, RAWITZ konnte keine erkennen.

Die distale Zellschicht der Retina, von HENSEN als erste Zellschicht, von CARRIÈRE als Schicht der spindelförmigen Zellen, von allen Späteren seit PATTEN als Schicht der (äußeren) Ganglienzellen bezeichnet, ist nach meiner Ansicht von allen bisherigen Untersuchern verkannt worden. Alle seit HENSEN sind darüber einig, dass die Zellen dieser Schicht mit den Fasern des distalen Nerven sich verbinden. Ich kann das nicht bestätigen; vielmehr sehe ich, dass die Nervenfasern zwischen diesen Zellen hindurchtreten.

Was zunächst die Beschaffenheit dieser Zellschicht selbst angeht, so haben wir es mit einer einzigen Zellenlage zu thun, die sich epithelartig auf der äußeren Seite der Retina ausbreitet; dabei sind die Zellen in der Mitte der Außenfläche parallel der Augenachse gerichtet, nach den Seiten hin nehmen sie mehr und mehr eine Neigung gegen die Augenachse an. Die Einschichtigkeit der Zellenlage ist am besten zu erkennen an kleinen Augen, in denen die Zahl der zelligen Elemente eine geringe ist, so bei den kleinen *Pecten*-Arten, *P. aratus* (Fig. 20) und *P. tigrinus* (Fig. 15), und bei *Spondylus* (Fig. 16). Dort schließen sich die Zellen mit ihren breiten Leibern an einander, ihre großen runden, mit reichlichen Chromatinkörnern angefüllten Kerne liegen auf den Schnitten in einer etwas gebogenen Linie, und an den abgerundeten inneren Enden ist die Abwesenheit von Fortsätzen und Ausläufern vollkommen deutlich. An den großen Augen von *P. jacobaeus* und *maximus* sind

diese Verhältnisse naturgemäß viel schwerer zu erkennen; die Zahl der Zellen ist eine viel größere, sie sind schlank und schmal, liegen dicht gedrängt und ihre Kerne vertheilen sich auf verschiedene Höhen. Dazu kommt noch, dass zwischen den epithelartig angeordneten noch zahlreiche andere Zellen eingeschaltet sind, die wir weiter unten näher besprechen werden. Wenn man aber erst bei anderen Formen die Einschichtigkeit der Zelllage erkannt hat, so kann man auch hier für ihr Vorhandensein zahlreiche Anhaltspunkte finden (Figg. 24 und 25). Natürlich können diese Fragen nur an genau median geführten Schnitten erledigt werden; da die Zellen sich gegen die Mitte zu neigen, so werden seitliche Schnitte die Zellen nicht längs, sondern schräg treffen, und es wird den Anschein haben, als ob mehrere Zellen über einander lägen.

Das epithelartige Aussehen dieser Zellenlage wird noch dadurch erhöht, dass ihre äußeren Enden breit abgestutzt sind und dicht an einander schließen in einer etwas konkaven Fläche. Zwar ragen die Ränder einer Zelle bisweilen um ein Geringes über die der Nachbarzelle außen hervor, und die Außenfläche der Einzelzelle ist nicht selten wenig ausgehöhlt; trotzdem darf man die Lage wohl als epithelartig bezeichnen. Die Zellenden besitzen an Eisenhämatoxylinpräparaten einen dunkelblau gefärbten Saum, der aus einzelnen kleinen, dicht neben einander stehenden Punkten oder Strichen besteht, wie etwa der Saum an der Oberfläche der Flimmerzellen. Über diesen Saum hinaus erhebt sich von jeder Zelle ein bürstenartiges Bündel feiner plasmatischer Härchen; diese erreichen nirgends das Septum, welches der Zellenlage nach außen benachbart ist (Figg. 15, 16, 20, 24, 25, 27, 28).

In Folge des dunkeln Zellsaumes und des Bürstenfortsatzes erinnern diese Zellen an Flimmerzellen, um so mehr als es mir bei einzelnen Präparaten, besonders von *P. jacobaeus* und *maximus* so schien, als ob die Enden der Zellen einwärts vom dunkeln Saum eine feine Streifung zeigten, gleichsam eine Fortsetzung der Flimmern in das Zellplasma, wie man sie bei jener Zellart findet (Figg. 24 und 25). Den Zweck einer solchen Einrichtung konnte ich zwar nicht absehen — das ist aber kein Grund, die Möglichkeit nicht in Erwägung zu ziehen; habe ich doch auch im Inneren des Auges von *Loligo vulgaris* in der präretinalen Zone (zwischen Retina und Corpus epitheliale) ein Flimmerepithel gefunden, und am überlebenden Objekt die Flimmerbewegung beobachtet. Daher habe ich zahlreiche frische Retinae von *P. jacobaeus* in dieser Hinsicht untersucht, aber

nie Flimmerung bemerkt, auch wenn ich die Härchen deutlich erkannte.

Zwischen den Bürstchen der einzelnen Zellen ist immer ein kleiner Abstand. Hier sieht man eine Faser verlaufen, die durch ihre größere Dicke, ihre dunklere Färbung und scharfe Kontourirung sich von den Härchen der Zellen deutlich unterscheidet; der Hauptunterschied aber ist der: sie reicht bis an das Septum heran, und gelegentlich kann man sie durch dasselbe hindurch bis in den Nerven verfolgen (Figg. 24 und 28): es ist eine Nervenfaser des distalen Nerven. Sie trifft, entsprechend ihrer Lage zwischen zwei benachbarten Bürstchen, stets auf die Zellgrenze zwischen zwei Nachbarzellen: zwischen diesen verläuft sie nach innen, wie man an kleineren Augen oft sehr gut verfolgen kann (Figg. 15, 16, 20, 21, 27).

Dass diese Verhältnisse früheren Untersuchern entgangen sind, liegt wohl zum guten Theil an der Beschaffenheit der Präparate, die denselben vorlagen. Hensen zeichnet gar keinen Zwischenraum zwischen Septum und erster Zellenschicht, und sagt, dass die Zellen »theils mit abgeflachten, meistens aber mit zugespitzten Enden am Septum hängen; auf eine mangelhafte Erhaltung des Materials weist auch seine Bemerkung, dass diese Zellen ziemlich vergänglich zu sein scheinen: »wenigstens sahen sie stets etwas gequollen und zum Theil verletzt aus«. — Carrière (6) hatte zuerst die Faserbürstchen der distalen Zellenlage für eine besondere Zellschicht gehalten, ein Irrthum, den Patten als solchen nachwies und der Forscher selbst (7) später anerkannte; er fügt gegen Patten hinzu, dass keine der Fasern das Septum durchbohrt. Dass im Übrigen Carrière's Schnitte der Erkenntnis des Thatbestandes nicht besonders günstig waren, schließe ich aus seiner Bemerkung: »das Septum ist nur an etwas geschrumpften oder durch den Schnitt gezerrten Präparaten, wo es sich von der Retina abhebt, deutlich; an absolut fehlerfreien Präparaten, vor Allem an unzerrissenen Schnitten von Osmiumpräparaten, ist es nicht zu erkennen, muss also der Retina ganz dicht anliegen«. Im Übrigen sieht er nicht genügend Grund, die Zellen als Ganglienzellen bestimmt zu bezeichnen. — Patten hat auch hier am besten gesehen unter den neueren Untersuchern, aber seine Phantasie treibt mit den Beobachtungen ihr Spiel und lässt ihn wohl noch dies und jenes in die Präparate hineinsehen. Er schildert die Zellen mit ihrem Faserbesatz, aber die Fasern sollen das Septum durchsetzen; er zeichnet die dickeren Nervenfasern zwischen den Bürstchen, verbindet sie aber mit einer der Zellen der distalen Lage — so in Fig. 38, wo doch der Schnitt offenbar nicht genau median ist: denn wie das innere Ende bei der mittleren der drei isolirt gezeichneten Zellen mitsammt dem Kern außerhalb der Schnittebene fällt, wird offenbar auch das äußere Ende der linken Zelle in der gleichen Lage sein: er verbindet aber diesen kernhaltigen Zelltorso in der Zeichnung mit einer Nervenfaser und sieht darin eine tiefer gelegene Ganglienzelle! An dem Isolationspräparat Fig. 33 ist eine distale Zelle gezeichnet, mit ihrem Faserbürstchen, ohne innere Ausläufer; eine Zelle, wie die nebenliegende, werden wir später noch kennen lernen. Es lassen sich also seine Bilder wohl mit dem in Übereinstimmung bringen, was ich zu bekräftigen suche — wenn man annimmt, dass

er nicht kritisch genug an seine Präparate herantrat, und hier und da mit dem Stift etwas nachhalf. — RAWITZ (31) will von dem Faserbesatz der Zellen, von PATTEN's »fibrous layer«, gar nichts wissen; »was PATTEN in seinen hierher gehörigen Figuren darstellt, ist darauf zurückzuführen, dass das Septum und der Nerv etwas von den darunter liegenden Zellen abgezogen sind, und dass in Folge dessen die sonst verdeckt zu den Zellen tretenden Nervenfibrillen sichtbar geworden sind. — SCHREINER (34) hat die feinen Ausläufer an den distalen Enden der Zellen gesehen, hat auch erkannt, dass in Abständen von einer Zellbreite jedes Mal eine dickere Faser vorhanden ist, die sich, das Septum durchbohrend, in den äußeren Nerven fortsetzt«; aber er meint, dass diese Faser gerade die Mitte des Faserbürstchens einnimmt und zur Zelle geht. Ein richtiger Gedanke hat ihn dabei wohl geleitet: der, dass wir keine Ganglienzellen kennen, die mit so vielen Fortsätzen in den Nerven übergehen, wie es nach PATTEN's Deutung sein müsste! Aber die Beobachtung war falsch. — Alle Untersucher nehmen an, dass die distale Zellschicht aus mehreren Lagen bestehe; nach PATTEN sollen zwei, an den dickeren Stellen drei bis vier Lagen, nach RAWITZ bei einigen Arten zwei, bei anderen vier Lagen solcher Zellen vorhanden sein. PATTEN's elegante Zeichnungen geben dabei Bilder wieder, wie man sie in den Präparaten etwa trifft. Nach was für Präparaten aber die Fig. 41 bei RAWITZ gezeichnet ist, kann ich nach meinen Erfahrungen nicht entscheiden!

Wenn wir die distale Zellschicht als epithelartig angesprochen und mit Flimmerzellen in Vergleich gesetzt haben, so würde daraus folgen, dass die dem Septum zugekehrten Enden die freien, die der Retina zugekehrten die basalen Theile dieser Zellen wären. Nun bilden aber die Stäbchenzellen eine epitheliale Lage, in der die freien Enden der Zellen proximad, die basalen distad gerichtet sind. Wir hätten dann hier zwei Epithellagen, die sich ihre basalen Flächen zukehren, in engster Verschmelzung. Das erscheint ungewöhnlich, und dazu kommt, dass ein von Nervenfasern durchbohrtes Epithel ebenfalls nirgends sonst gefunden wird. Wir dürfen desshalb in der distalen Zellenlage der Retina kein echtes primäres Epithel sehen, sondern nur in sekundärer Weise epithelartig angeordnete Zellen.

Dass wir durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über diesen Punkt viel Aufklärung zu erwarten haben, glaube ich nicht, nach dem, was PATTEN ermittelt hat und was ich selbst von jungen Entwicklungsstadien der *Pecten*-Augen gesehen habe. Viel eher dürften vergleichend-anatomische Studien hierin und in viele andere Punkte Licht bringen. Die Augen von *Cardium edule* nach PATTEN's Angaben und die von *Cardium muticum* nach KISHINOUYE (21) bieten manche Vergleichspunkte mit dem *Pecten*-Auge, und zeigen dabei doch viel einfachere Verhältnisse; vielleicht wird man noch Zwischenstufen finden, welche die noch vorhandene Kluft überbrücken. Leider ist KISHINOUYE's Arbeit nur von ganz schematischen Figuren begleitet, die es unmöglich machen, über seine Deutung der Verhältnisse ein Urtheil zu bekommen.

In der Retina findet sich noch eine dritte Art von Zellen, die

sich von den distalen und den Stäbchenzellen durch die schlanke Gestalt ihres Zellkörpers und vor Allem durch die Beschaffenheit ihres Kernes unterscheiden. Bei den Stäbchenzellen ist ja der Kern schon durch seine periphere Lage vor den anderen in der Retina vorkommenden Zellkernen ausgezeichnet, weiter auch durch seine bläschenförmige Gestalt und die Vertheilung des Chromatins, das in zahlreichen Körnern in ihm verstreut liegt; eben so verhält sich das Chromatin in den runden Kernen der distalen Zellen. Außerdem aber finden sich schlankere Kerne in der Retina, die sich meist gleichmäßig dunkel färben, also wohl mit Chromatin vollgestopft sind: so treffe ich es bei größeren *Pecten*-Arten, *P. jacobaeus*, *maximus*, *opercularis*, und bei *Spondylus*. Diese gehören zu den erwähnten Zellen dritter Art, und zeigen deutlich deren Verbreitung an: sie liegen zwischen den inneren Enden der Stäbchenzellen, an der proximalen Grenze der distalen Zellschicht, und endlich in wechselnder Menge zwischen den Zellen dieser Schicht (Figg. 21, 24, 27, 28 *zwk*).

Die Lage dieser Kerne zwischen den Stäbchenzellen wechselt bei den einzelnen Arten: bei *P. jacobaeus* und *maximus* liegen sie in einiger Entfernung von der Siebmembran, die sich am Übergang der Stäbchenzellen in die Stäbchen ausspannt, bei *Spondylus* rücken sie schon ziemlich nahe an diese Membran heran, bei *P. opercularis* und den kleinen Arten liegen sie dicht an der Membran. Die Vertheilung über die Fläche der Retina ist keine gleichmäßige: in den seitlichen Theilen liegen sie so dicht, dass fast zwischen je zwei Stäbchenzellen ein solcher Kern zu liegen kommt; in der Mitte dagegen finden wir sie nur spärlich (Figg. 14, 16, 28). In der distalen Zellenlage kommen sie in jeder Höhe zwischen den Zellen vor, oft ganz bis an die äußere Fläche der Zellenlage heran (Figg. 24, 29). Auch in den peripheren Theilen der Retina, den sog. Randwülsten, finden wir solche Kerne.

Der Zellkörper, der zu dem Kern gehört, ist dünn, fadenförmig, und schiebt sich zwischen die umgebenden Zellen ein, so dass er nicht immer leicht zu verfolgen ist; nur um den Kern herum erscheint er angeschwollen, als heller Hof. Diese Zellen müssen, der leichteren Bezeichnung wegen, einen Namen bekommen; ich will sie Zwischenzellen nennen, ganz unverfänglich, um nichts über ihre Bedeutung von vorn herein auszusagen. In der Mitte der Retina verläuft ihr schlanker Zellleib in gleicher Richtung wie die Grenzen der Stäbchenzellen und entgeht daher leicht der Beobachtung; in den seitlichen Theilen dagegen bildet er mit der Richtung jener Zellen

einen beträchtlichen Winkel und wird dadurch leichter kenntlich (Figg. 27, 28). Auch der Kern liegt hier oft mit seiner Längsachse nicht den Stäbchenzellen parallel, sondern biegt um wie der Zellkörper. Die fadenförmigen Zellkörper konvergiren nach außen zu gegen die distale Zellschicht und haben etwa die Richtung wie die Achsen der nächsten distalen Zellen; sie dringen zwischen diese Zellen ein und gehen über in die Fasern des distalen Nerven, die wir früher von außen her an die gleichen Stellen verfolgen konnten.

Bei den Zwischenzellen, deren Kerne sich zwischen die distalen Zellen einschieben, ist zuweilen die Verbindung mit der Nervenfaser sehr deutlich (Fig. 29). Besonders oft aber kann man an den zellarmen Retinae von *P. tigrinus* und *aratus* die Fasern des distalen Nerven deutlich zu den Zwischenzellen verfolgen (Figg. 15, 20, 21). Weiter verweise ich auf Fig. 30.

Nun muss ich gestehen, dass die Zellen gar nicht das Aussehen haben, wie man es in der Regel bei nervösen Zellen findet, vor Allem nicht den großen Kern solcher Zellen. Es wäre mir viel einleuchtender gewesen, hätte ich eine Verbindung des distalen Nerven mit den distalen Zellen herausbekommen können. Aber meine Präparate lassen keine andere Deutung zu: die Fasern des distalen Augennerven stammen von Zellen, deren Kerne theils zwischen den distalen Zellen, theils zwischen den Stäbchenzellen verstreut liegen und die ich als Zwischenzellen bezeichne.

Und wie ist der weitere Verlauf dieser Zwischenzellen nach innen? Den Weg weisen uns hier die Zellen, die ihren Kern dicht an der Siebmembran haben. Bei den Zellen von *P. jacobaeus* und *maximus* kann man häufig den Zellleib vom Kerne aus bis an die Siebmembran heran verfolgen, zwischen den inneren Enden der Stäbchenzellen (Fig. 28). An der Membran verbreitert er sich etwas, so dass er die ganze Breite des Zwischenraumes einnimmt; das ist das Ende der Zwischenzellen. Es erscheint mir sehr möglich, dass die Siebmembran ein Produkt dieser Zellen ist; ob die Masse, die den Raum zwischen den Stäbchen erfüllt, auch von ihnen stammt oder von den Stäbchenzellen, kann ich in keiner Weise beurtheilen. Innerhalb des verbreiterten Endes der Zelle sehe ich sehr oft eine Faser verlaufen in der Richtung des Zellkörpers bis an die Siebmembran heran (Figg. 30, 32). Hier hört das auf, was ich mit Sicherheit ermitteln konnte. Dass jene Faser durch die Siebmembran hindurchtritt und in der Zwischensubstanz zwischen den Stäbchen weiter verläuft, scheint wir sehr wahrscheinlich. An Präparaten, wo sich

diese Zwischensubstanz von der Siebmembran abgehoben hat, sehe ich nicht selten noch eine dünne Verbindung mit der Membran bezw. der Zwischenzelle, so bei *P. pusio* (Fig. 27). An einem anderen Präparat, das mit Toluidinblau nach vorhergegangener Durchtränkung mit molybdänsaurem Ammon gefärbt war, wollte mir es scheinen, als ob ein länglicher dunkel gefärbter Strich, der im proximalen Theile der Zwischenmasse zwischen den Stäbchen mit großer Regelmäßigkeit auftritt, nach außen in eine feine Fibrille sich fortsetzt, die in das Ende der Zwischenzelle eintritt, oder anders gesagt, dass eine feine Nervenfibrille von der Zelle in die Zwischenmasse einträte, dort proximad verliefe und mit einer Anschwellung endigte (Fig. 32); meine Bilder sind aber nicht derart, dass ich dies verbürgen könnte. Jedenfalls fasse ich die Zwischenzellen als Sinneszellen auf, und zwar als Zellen des optischen Sinnes; sie würden vielleicht eine andere Seite dieses Sinnes vertreten, wie das ja auch bei Stäbchen und Zapfen der Wirbelthierretina der Fall ist. — Von den Zellen, deren Kerne noch weiter von der inneren Grenze der Retina abliegen, ist wohl anzunehmen, dass ihr Zellkörper in gleicher Weise bis an die Siebmembran herantritt; wenigstens konnte ich von hier aus zuweilen solche fadenförmige Zellkörper bis an die innere Fläche der distalen Zelllage verfolgen, ohne einen Kern in ihnen zu sehen (Fig. 30*b*); der lag wohl zwischen den distalen Zellen.

Somit komme ich zu einem Ergebnis, das zwar an sich einleuchtend ist, dem aber genügend überzeugende Beweise nicht durchweg zur Seite stehen: dass auch die Fasern des distalen Nerven von Sinneszellen der Retina stammen, deren reizaufnehmende Enden zwischen den Stäbchen liegen. Ganglienzellen kann ich in den Zwischenzellen jedenfalls nicht sehen. Vor Allem muss ich gegen die bisherigen Darstellungen seit Patten Folgendes betonen: eine Zwischenzelle gehört nicht nothwendig zu je einer Stäbchenzelle; denn in der Mitte der Retina sind sie so spärlich, dass je auf vier oder fünf Stäbchenzellen eine derselben kommt, und in den Seitentheilen liegen ihre langgestreckten Kerne oft quer über eine oder mehrere Stäbchenzellen herüber, womit es sich nicht verträgt, dass der Zellkörper der Zwischenzelle sich diesen anschmiegen soll. Auch die inneren Enden der Zwischenzellen konnte ich bei *P. jacobaeus* und *maximus* oft deutlich verfolgen und sah sie dann stets zwischen zwei Stäbchenzellen liegen und genau bis an die Siebmembran gehen.

Die schlanken, dunkeln Kerne, wie sie den Zwischenzellen eigen sind, überwiegen in der Retina die Zahl der Stäbchenzellen nicht

wenig; es würde sich damit gut vereinigen, dass der distale Nerv nicht unbedeutend dicker ist als der proximale — weil ihm eben von den Zwischenzellen zahlreichere Nervenfasern zukommen als diesem von den Stäbchenzellen; ich habe durch Messung bei *P. jacobaeus* festgestellt, dass die Durchmesser der auf dem Durchschnitt nahezu kreisrunden Nerven sich etwa verhalten wie 9 : 7, ihre Querschnitte also wie 8 : 5; im gleichen Verhältnis wie der Inhalt der Querschnitte würden wohl die Zahlen der in den Nerven verlaufenden Fasern stehen. Es ist bei alledem möglich, dass nicht alle Kerne von dem beschriebenen Aussehen zu Zwischenzellen gehören; einzelne, die ich dicht hinter der distalen Zellenlage, mit ihrer Längserstreckung in querer Richtung (senkrecht zur Medianebene) fand, gehören wahrscheinlich zu Zellen anderer Art; vielleicht gilt das Gleiche von solchen Kernen, die in den Seitenwülsten liegen. Doch darüber vermag ich nichts zu entscheiden. GOLGI'sche Silberimprägnirung und Methylenblaufärbung nach EHRLICH sind mir fehlgeschlagen. Wem sie glücken, der wird die endgültige Lösung geben können.

HENSEN (14) hat die Zellkörper der Zwischenzellen zuerst beschrieben und abgebildet als Fäden, welche von der ersten Zellschicht nach abwärts theils in die Seitenwülste, theils an die breiten Enden der Zellen der zweiten Schicht (Stäbchenzellen) verlaufen und vermuthet, dass »auch sie, vereint mit den Fäden der zweiten Zellenschicht, in die Stäbchen gehen«. Er sucht diese Einrichtung im Sinne der YOUNG-HELMHOLTZ'schen Theorie des Farbensehens zu deuten. Die Kerne der Zwischenzellen hielt er noch für Kerne der Stäbchenzellen. PATTEN (30), der letztere Annahme als irrthümlich nachwies, sieht in den fadenförmigen Zellkörpern der Zwischenzellen Ausläufer der äußeren Ganglienzellen, die nach der inneren Seite der Retina gegen die Stäbchen hin verlaufen; die Kerne der Zwischenzellen gehören nach PATTEN zu »inneren Ganglienzellen«, deren Ausläufer die Retinophoren (Stäbchenzellen) dicht umspinnen und sich bis auf die inneren Enden der Stäbchen erstrecken, während ein distaler Ausläufer die Verbindung mit dem distalen Nerven herstellt. Dazu kommen noch andere nervöse Elemente, die nicht aus den Ganglienzellen der Retina hervorgehen. All das vereinigt sich zu einem die Stäbchen umspinnenden Nervennetz, zu dem auch die im Inneren des Stäbchens verlaufende Faser durch Ästchen in Beziehung tritt. RAWITZ (31) nimmt wie PATTEN zweierlei Ganglienzellen an; das Nervengewimmel um die Stäbchen vermag er nicht zu sehen. Auch bei SCHREINER (34) begegnen wir den PATTEN'schen Ganglienzellen wieder. — Die Endigung des distalen Sehnerven in Ganglienzellen, die ihrerseits zu den mit eigener Nervenverbindung ausgestatteten Stäbchenzellen durch umspinnende Fasern in Beziehung treten, ist jedenfalls von vorn herein etwas ganz Ungewöhnliches. Die Verhältnisse der Wirbelthierretina können nicht zum Vergleich herangezogen werden; denn hier stehen ja die Sehzellen nicht selbständig mit dem Centralorgan in Verbindung, wie bei *Pecten*, sondern erst durch Vermittelung der eingeschobenen Ganglienzellen, die ein intraretinales Sehganglion bilden.

Vielleicht nicht ohne Bedeutung für die Auffassung der Zwischenzellen dürften die Augen von *Cardium edule* sein. PATTEN (30) bildet an ihnen sowohl »Retinophoren« wie »Ganglienzellen« ab, und bezeichnet die letzteren als homolog mit den inneren Ganglienzellen von *Pecten*; nach meiner Bezeichnung hätten wir also hier Stäbchenzellen und Zwischenzellen. In Fig. 112 bei PATTEN ist von den Kernen der »Ganglienzellen« ausgehend ein Faden gezeichnet, der zwischen den stäbchenartigen Enden der Retinophoren eben so weit wie diese verläuft, ohne an sie heranzutreten; das würde ganz zu meiner Auffassung der Zwischenzellen bei *Pecten* stimmen. Da jedoch PATTEN's Angaben nicht immer zuverlässig sind, um so weniger als hier Text und Abbildung in einem gewissen Gegensatz stehen, so kann ich Mangels eigener Erfahrungen hierauf keine Schlüsse bauen.

Nach innen liegt der Retina bei *P. jacobaeus* und *maximus* unter den Stäbchen eine dünne Membran aus homogener Substanz auf, die sich mit Eisenhämatoxylin tief schwarzblau färbt und besonders an Schnitten senkrecht zur Sehachse auffällt, aber auch an Medianschnitten deutlich ist. Ich nenne sie »Deckmembran« (Fig. 29 *dm*). Das was PATTEN als »vitreous network« bezeichnet, würde der Lage nach dieser Membran gleichzusetzen sein; seine Beschreibung von großen Löchern, in welche die Enden der Stäbchen passen, stimmt jedoch nicht zu dem was ich sehe, eben so wenig wie seine Zeichnung. Auf Median- wie auf Querschnitten erscheint mir die Membran völlig zusammenhängend, ohne Durchbrechungen.

Die Randzone der Retina, welche innen nicht mit Stäbchen besetzt ist, hat HENSEN als Retinawülste bezeichnet, weil an seinen Präparaten diese Theile wulstförmig vorsprangen und damit die stäbchentragende Fläche in eine schüsselförmige Vertiefung mit einspringenden Rändern verwandelten. Diese Vorwölbung der Randzone (Fig. 15) halte ich für eine Schrumpfungserscheinung, da ich sie an den Augen der gleichen Species bald traf, bald nicht; bei den sorgfältig konservirten Augen von *P. jacobaeus* begegnete ich ihnen nie. Die Randzone enthält, wie PATTEN zuerst genauer angiebt, sehr zahlreiche Fasern, die etwa parallel mit den inneren Enden der Stäbchenzellen verlaufen, und die peripheren Enden derselben kreuzen (Fig. 29). Zwischen den Fasern liegen Kerne, die denjenigen der Zwischenzellen sehr ähnlich sind; aber sie erreichen bei Weitem nicht die Zahl der Fasern: es ist mir daher fraglich, ob sie zu diesen gehören, oder ob sich nicht Zwischenzellen bis hierher erstrecken. — Die inneren Enden der Fasern durchbohren eine Membran, die eine Fortsetzung der Siebmembran der Retina darstellt, und reichen ein wenig über dieselbe hinaus bis zu einer zweiten Membran, die in der Verlängerung der Deckmembran der Stäbchen

liegt. Jede Faser scheint an ihrem Ende mit einer kleinen Anschwellung an die Deckmembran anzusetzen. Die äußeren Enden der Fasern scheinen an den peripheren Theilen des Septums zu endigen; ich halte es nicht für wahrscheinlich, dass sie sich mit einer Nervenfaser des distalen Nerven verbinden — das müsste einen Nervenzug geben, der sich nicht leicht der Beobachtung entziehen könnte. Die Fasern dienen wohl als Stütze für die Randzone.

Innen von der Retina finde ich in den meisten Präparaten einen klaffenden Spalt, der aber offenbar nur auf Schrumpfung des innen vom Auge gelegenen Bindegewebes des Stieles zurückzuführen ist. Das Tapetum und die Pigmentschicht sind dabei häufig jenseits des Spaltes gelegen, nicht selten sind sie getrennt, so dass das Tapetum ganz oder theilweise der Retina anliegt, die Pigmentschicht dem Bindegewebe; zuweilen finde ich schließlich beide der Retina anliegend, und der Spalt liegt zwischen Pigmentschicht und Bindegewebe. Daraus geht hervor, dass im lebenden Auge Tapetum und Pigmentepithel der Retina eng anliegen, wie es PATTEN auch darstellt und ich in meinem Schema Fig. 14 gezeichnet habe, und dass jener Spalt ein Kunstprodukt ist.

Bei allen *Pecten*-Arten, die ich untersuchte, und bei *Spondylus* finde ich in der Mitte des Tapetums an dessen proximaler Seite einen einzigen großen Kern. Er ist auf Medianschnitten bei *Pecten* ganz flach gedrückt (Figg. 15 u. 32 *tak*), bei *Spondylus* mehr oval (Fig. 16 *tak*), und erscheint von der Fläche gesehen vollkommen rund (Fig. 33), so dass er also die Gestalt einer flacheren oder gewölbteren Linse besitzt. Stets enthält er ein großes, dunkel gefärbtes Kernkörperchen und daneben noch kleine chromatische Körnchen in größerer Zahl. In seiner Umgebung färbt sich die Substanz des Tapetums ein wenig blau; es scheint also hier ein Rest unveränderten oder doch weniger veränderten Protoplasmas übrig zu sein, das sich von dem geschichtet aussehenden, ungefärbten Rest des Tapetums deutlich abhebt. Ich habe diesen einen Kern, niemals mehrere, an allen lückenlosen Serien im Tapetum stets an der gleichen Stelle gefunden, bei kleineren Arten natürlich leichter als bei größeren. Auch an den noch sehr kleinen Augen junger, etwa 1 mm im Durchmesser haltender *Pecten* konnte ich ihn schon nachweisen, hier von einer größeren Menge unveränderten Plasmas umgeben. Das Tapetum ist demnach als eine einzige große napfförmige Zelle zu deuten, in deren Boden der Kern liegt und deren konkave Seite zu einer das Licht reflektirenden Substanz umgewandelt ist.

HENSEN glaubte am Tapetum eine Zusammensetzung aus kleinen polyedrischen Zellen zu bemerken, konnte aber auf eine nähere Untersuchung nicht eingehen. Nach PATTEN besteht das fertige Tapetum (er nennt es Argentea) aus zwei Lagen, einer äußeren, mehr differenzirten, und einer inneren, weniger differenzirten; die äußere enthält nie Kerne, in der inneren Lage findet man gelegentlich einen oder zwei Kerne. Die Angabe von der Duplicität des Tapetum beruht wohl darauf, dass dieses sich nicht selten an Schnitten spaltet. Auch die Bemerkung über die Kerne hat ihren thatsächlichen Hintergrund: die »innere Lage« enthält einen Kern, aber nur einen und stets. Entwicklungsgeschichtlich sollen beide Lagen mehrzellig sein, und so zeichnet PATTEN in seiner Fig. 10 ein fast fertiges Auge von P. pusio, wo in jeder der beiden Lagen mehrere Kerne zu finden sind, deren übrigens keiner central liegt. Zuletzt sollen es zwei Zellen sein, aus denen die beiden Tapetumlagen sich entwickeln; doch dem widerspricht die dauernde Einzelligkeit des Tapetums, die ich schon in recht frühen Stadien nachweisen konnte. — RAWITZ (31) trifft »zuweilen, aber außerordentlich selten . . . hier und da einen Zellkern« im Tapetum. — SCHREINER (34) lässt es unentschieden, ob im Tapetum Zellbestandtheile zu finden sind.

Die Pigmenthaut, die den Augenhintergrund bildet, besteht aus völlig mit Pigment gefüllten Zellen, die mehr oder weniger deutlich epithelial in einer Lage angeordnet sind. Mit PATTEN, BÜTSCHLI und RAWITZ kann ich darin übereinstimmen, dass sie außen unter Verlust ihres Pigments direkt in die Retina übergeht. Das Pigment ist meist wenig dunkel, von rother oder bräunlicher Farbe; die weit herunterreichende Pigmentirung im Epithel des Stieles hilft dann die Blendung vervollkommnen. Bei *P. tigrinus* (Fig. 15) aber, wo das Pigment im Augenhintergrunde tief dunkelbraun ist, reicht die Pigmentirung des Epithels im Augenstiel nur bis dahin, wo die Pigmenthaut beginnt.

BÜTSCHLI (5) hat die Vermuthung ausgesprochen, das Auge von *Pecten* sei auf eine von der Epidermis her eingestülpte Epithelblase zurückzuführen, deren äußere Wand lichtempfindlich geworden sei, indess die innere sich zum Pigmentepithel umgebildet habe. Die morphologische Grundlage für diese Ableitung bot ihm der ununterbrochene Zusammenhang des Pigmentepithels mit der Retina. Auch die neuen Momente im Bau des *Pecten*-Auges, die diese Untersuchung aufgedeckt hat, geben keine Veranlassung, von BÜTSCHLI's einleuchtender Herleitung abzugehen; ja im Gegentheil: die eine große Tapetumzelle im Inneren der Blase lässt sich leichter erklären, etwa durch Einwanderung einer Zelle, als eine Lage epithelial angeordneter Zellen, aus denen bisher das Tapetum hervorgegangen gedacht wurde.

2. Die Augen der Heteropoden.

Geschichtliches: Die erste genauere Beschreibung des Heteropoden-Auges giebt KROHN (23); es lagen ihm *Pterotrachea* und *Carinaria* vor. Er schildert die Gestalt des Auges, die Linse und den Glaskörper und erwähnt die seltsamen Pigmentlücken in der »Chorioidea«; er giebt an, dass »der Sehnerv an der kielartig verschmälerten Basis des Auges eine leistenförmige Anschwellung bilde«; später (23) fügt er hinzu, dass aus letzterer Fasern entspringen, die sich im Bereiche der hintersten Abtheilung des Auges verbreiten und bis an die Pigmentlücken zu reichen scheinen; dieser »äußeren Retinaschicht« entspricht eine innere, welche »aus dicht neben einander stehenden und aufrecht gegen den Glaskörper gestellten« Fasern besteht, »wie im Auge von Alciopa« — von dem feineren Bau der Retina hat er nichts erkannt. — LEYDIG (27) macht dann die Angabe, dass bei *Carinaria* »die Chorioidea aus den schönsten polygonalen Zellen besteht«, in denen da, wo KROHN die Pigmentlücken gesehen hat, jede Spur von Pigment fehlt. — HUXLEY (17) beschreibt nur die äußere Form des Auges von *Firoloides*; die Cornea, welche nach hinten in die »Sclerotica« übergehen soll, ist von der Linse nur durch einen sehr geringen Zwischenraum getrennt, so dass man kaum von einer vorderen Augenkammer reden kann. An den Augapfel setzen eine Anzahl unregelmäßiger Muskeln an, die ihn in seiner Lage erhalten und bewegen.

Ausführlicher werden die Augen von LEUCKART (26) und GEGENBAUR (8) behandelt. LEUCKART schildert die Verschiedenheiten der äußeren Form des Auges bei *Atlanta*, *Firola* (= *Pterotrachea*), *Firoloides* und *Carinaria*, und bespricht den Muskelapparat des *Firola*-Auges genauer. Was er über den feineren Bau angiebt, stimmt in vielen Punkten nicht mit dem überein, was sich bei Untersuchung von Schnittpräparaten nach den jetzigen Methoden mit Leichtigkeit ermitteln lässt: Zwischen Linse und Cornea findet er einen zelligen konvex-konkaven Sammelkörper, den ich mit dem epithelialen Antheil der Cornea gleichstellen möchte, wenn mich nicht die Angabe bedenklich machte, dass die Zellen statt der Kerne einen stabförmigen soliden Körper von beträchtlicher Resistenz gegen koncentrirte Kalilauge enthalten sollen. Begreift LEUCKART unter Cornea wirklich nur den bindegewebigen Theil der vor der Linse gelegenen Augenwand, so stimmt seine Angabe, dass dieselbe in die Sclerotica übergehe. Die Annahme eines zelligen Baues der Sclerotica in ihrem vorderen Theile ist wohl auf die dort eingelagerten zahlreichen Ganglienzellen zu beziehen. Von der aus polygonalen Zellen bestehenden Pigmenthaut vermuthet er, dass die Pigmentzellen in ihr eine doppelte Lage bilden. Er erkennt richtig, dass die Retina auf den Augengrund beschränkt ist: die Fasern der Sehnerven gehen dort in eine äußere Retinaschicht mit senkrecht stehenden Elementen über, welcher eine innere Schicht von schärfer kontourirten, faserartigen Bildungen aufsitzt, die den Stäbchen der höheren Thiere vergleichbar sind. — GEGENBAUR (8) bespricht die Augen von *Atlanta*, *Carinaria* und *Pterotrachea*. Als Theile der Augen findet er überall eine dünne, leicht gefaserte, membranartige Sclerotica, die sich am vorderen Abschnitt zur Cornea umbildet; bei einigen Formen ist diese oberflächlich von einem Pflasterepithel überkleidet, lässt aber im Übrigen keinen zelligen Bau erkennen; bei *Pterotrachea* liegt hinter ihr, die vordere Linsenfläche überziehend, ein Epithel, das GEGENBAUR der Linse zurechnet: es ist offenbar das vordere Epithel der Augenblase, der epitheliale Theil der Cornea.

Bei *Firoloides* und *Pterotrachea* liegt eine vordere, mit glasheller Substanz gefüllte Augenkammer zwischen Cornea und Linse. Der percipirende Theil des Auges macht dem Forscher Schwierigkeiten: am hinteren Rande des Augapfels breitet sich auf einer bedeutenden ganglionären Anschwellung von kahnförmiger Gestalt der Sehnerv aus; darauf folgt ein Körnerstratum und dann eine Lage mannigfach ramificirter Zellen; dieser den hinteren Augenrand leistenartig umfassende Schichtenkomplex ist das einzige mit einer Netzhaut vergleichbare Gewebe bei *Carinaria* und *Atlanta*, er »liegt aber hinter und außerhalb der schwarzen Pigmentschicht, und durch diese Lage wird scheinbar das wieder aufgehoben, was durch den Bau dieser Ansicht zu Gute kommt«. Bei *Pterotrachea* glückte es ihm besser, eine innerhalb des Pigmentmantels am hinteren Augenrande gelegene »Stäbchenschicht« nachzuweisen; es sind wohl die auch von Leuckart als stäbchenartige Bildungen bezeichneten Elemente, die Grenacher später als Stäbchensockel bezeichnete; ihre Beziehungen zu den darunter liegenden Gewebstheilen erkannte er nicht. — Die Untersuchungen zweier so bedeutender Forscher haben uns zwar über die äußere Beschaffenheit der Augen genügend unterrichtet; über ihre Stellung vom vergleichend-anatomischen Gesichtspunkte und vor Allem über den Bau des lichtempfindenden Apparates konnten sie keine Klarheit schaffen. Auch Keferstein (20), der eine sehr klare zusammenfassende Schilderung des Heteropoden-Auges und eine Originalabbildung des Auges von *Firoloides* giebt, ist darüber im Unklaren geblieben.

Einen großen Fortschritt bedeuten, wie für die Augen der übrigen Mollusken, so auch hier die grundlegenden Untersuchungen Hensen's (14). Auf seine umfangreichen vergleichenden Studien gestützt, erkannte er, dass auch das Heteropoden-Auge im Grunde eine Epithelblase ist, dass seine »typischen Elemente« Epithelien sind; damit machte er sich frei von der Vorstellung einer Analogie mit dem Wirbelthierauge, welche die früheren Forscher mindestens in den Deutungen ihrer Befunde so oft irre geleitet hatte. Von den Epithelien in den verschiedenen Theilen der Augenwand giebt er eine genaue Beschreibung. Zwischen Glaskörper und Stäbchen findet er die Deckmembran eingeschaltet; um die Linse sieht er eine zarte körnige Haut, vielleicht ein Linsenepithel, sich ausbreiten. Seiner ganzen Beschreibung verleiht er durch eine sehr geschickte Benennung der einzelnen Theile eine vorzügliche Durchsichtigkeit In der Retina im Augengrunde unterscheidet er, abgesehen von der Nervenausbreitung im Kiel, fünf Schichten: das von ihm selbst erkannte Princip vom epithelialen Bau der Augenwandung bei den Mollusken vermag er hier noch nicht anzuwenden.

Es blieb den ausgezeichneten Forschungen Grenacher's (11) vorbehalten, diesen Schlussstein dem von Hensen begründeten Bau zuzufügen, indem er auch für die Retina den Aufbau aus einer einzigen Zellenlage nachwies und sie als modificirtes einschichtiges Epithel erkannte. Die einzelnen Zellen dieses Epithels sind danach in kernführende Abschnitte, Stäbchensockel und Stäbchen gegliedert, wobei zwischen die ersteren und zweiten sich eine Grenzmembran einschiebt. Die Retinazelle geht an ihrer Basis direkt in eine Nervenfaser über; neben dieser entspringen am basalen Theil wurzelartige Ausläufer, zwischen denen die Nervenfasern zum Kiel hin laufen. Die Stäbchensockel setzen sich an die senkrecht zur Grenzmembran stehenden Stäbchen an und sind um so länger, je weiter die zugehörige Retinazelle von der Basis des Stäbchens entfernt ist. Die Stäbchen bestehen aus so vielen Einzeltheilen, als sich Sockel mit ihne verbinden; sie sind zusammengesetzte Bildungen, wie die Rhabdome

des Arthropoden-Auges; nur sind die Komponenten über, und nicht, wie bei diesem, neben einander gelagert; die Querstreifung der Stäbchen ist auf eine blätterige Textur zurückzuführen. Die Stäbchen stehen in Längsreihen (bei *Pterotrachea* 6), die sich, unter einander parallel, über die ganze Retina erstrecken. Längs durch die Retina verläuft eine Spalte derart, dass bei *Pterotrachea* dorsal von ihr zwei, ventral vier Reihen von Stäbchen stehen, die alle ihren freien, d. i. nicht mit den Sockeln verbundenen Rand gegen die Spalte wenden. Die Membrana limitans wird sehr wahrscheinlich gebildet durch die absondernde Thätigkeit zelliger Elemente (Limitanszellen), die zwischen den kernführenden Abschnitten der Retinazellen liegen. Die Nervenlage der Retina zieht noch über diese hinaus in das benachbarte Pigmentepithel, und dort lassen sich, wenigstens auf der Ventralseite, große Zellen nachweisen, in welche die Nervenfasern übergehen. — Das sind in kurzen Zügen GRENACHER's Ergebnisse.

Den hervorragenden Untersuchungen der beiden letztgenannten Forscher ist es zu danken, wenn unsere Kenntnis des Heteropoden-Auges zu einem befriedigenden Abschluss gekommen ist. Es wurden daher auch in den 15 Jahren, die seit dem Erscheinen von GRENACHER's Arbeit verflossen sind, keine weiteren Beiträge zur Erforschung dieser Organe geliefert mit einziger Ausnahme einer kurzen Notiz von KALIDE (19); dieser bestätigt GRENACHER's Befunde und geht über dieselben nur hinaus in der Annahme eines »bindegewebigen Gerüstes« der Retina, dem die wurzelartigen Ausläufer der Retinazellen zugehören sollen, von dem das streifige Aussehen dieser Zellen und der Sockel sowie die Plättchenstruktur der Stäbchen bedingt sei, zu dem schließlich die Limitanszellen und zahlreiche sternförmige Zellen in verschiedenen Theilen der Retina zu rechnen seien. Von allen diesen Entdeckungen KALIDE's vermag ich nur sehr Weniges zu bestätigen.

Meine eigenen Untersuchungen schließen sich völlig an diejenigen GRENACHER's an. Es ist nicht viel mehr als eine Nachlese, die ich halten konnte. Dass diese möglich war, verdanke ich zunächst der Gelegenheit, frisches Material von verschiedenen Arten untersuchen zu können, dann aber den Fortschritten, welche unsere histologische Technik in Bezug auf Konservirung, Anfertigung von Schnittserien und vor Allem in Bezug auf Färbung derselben, in dem Zeitraum seit dem Erscheinen jener Forschungen gemacht hat.

Von vorn herein erschien es nothwendig die Untersuchung auf eine breite Basis zu stellen durch Herbeiziehung möglichst vieler Formen. Denn schon die äußere Gestalt des Auges wechselt nicht nur von Gattung zu Gattung, sondern selbst bei den einzelnen Arten derselben Gattung nicht unbeträchtlich, und dass das Verhalten des feineren Baues der Retina nicht minder wechselnd sei, hat schon GRENACHER einleitend bemerkt, wenn er sich auch schließlich auf eine einzige Art (*Pterotrachea coronata*) beschränken musste. So konnte ich denn meine Untersuchungen auf drei Gattungen mit vier Arten ausdehnen: *Oxygyrus keraudreinii* Lsr., *Carinaria mediterranea* Pér. Lsr., *Pterotrachea coronata* Forsk. und *Pt. mutica* Lsr.

Von allen diesen Arten konnte ich in Neapel die Augen frisch untersuchen, und ein reichliches konservirtes Material diente mir zum Studium des feineren Baues an Schnittpräparaten. Die meisten Konservirungsmittel bewirken eine beträchtliche Schrumpfung dieser Augen und damit eine Schädigung der histologischen Elemente; dies gilt besonders auch von Sublimatlösungen in den verschiedenen Modifikationen, mit und ohne Zusatz von Essigsäure oder Alkohol, eben so fand ich es bei Pikrinsäuregemischen. Schwache Flemming'sche Lösung bewährt sich besser, auch Müller'sche Flüssigkeit. Die besten Erfolge aber erhielt ich bei Anwendung von Formol in verschiedener Koncentration, meist in Mischung mit vier Theilen Wasser: das Auge behält dann seine Gestalt fast ganz unverändert und schrumpft nur ganz wenig bei vorsichtiger Überführung zunächst in eine Mischung der betreffenden Formolverdünnung mit 30% Alkohol, dann in 30%, 50% etc. Alkohol. Auch die histologische Erhaltung war bei dieser Behandlung eine vorzügliche, und wenn für andere Objekte das Formol oft als unzuträglich geschildert wird, so kann ich nur rühmend hervorheben, dass es mir beim Auge der Heteropoden ausgezeichnete Dienste geleistet hat. — Eine andere Schwierigkeit bietet die Eigenschaft des Glaskörpers, bei Behandlung mit Wasser aufzuquellen; dadurch wird das so bequeme und praktische Strecken und Aufkleben der Präparate mit warmem Wasser fast unmöglich gemacht, denn durch die aufquellende Masse wird das ganze Präparat verschmiert. Durch Formol jedoch wird die Substanz des Glaskörpers derart verändert, dass dieses Aufquellen nicht mehr eintritt. Im Übrigen giebt gerade diese Eigenschaft ein bequemes Verfahren an die Hand, den Glaskörper aus Augen, die mit anderen Mitteln als Formol konservirt waren, zu entfernen: legt man die gehärteten Objekte ins Wasser, so wird durch das Aufquellen des Glaskörpers die dünne vordere Augenwandung gesprengt, und man kann leicht Linse und Glaskörper herausziehen, ohne dass die Retina, ihre Deckmembran und die übrige Augenwandung eine Schädigung erfahren. — Zur Färbung habe ich fast ausschließlich Hämatoxylin in verschiedenen Anwendungen benutzt, so Hämalaun nach P. Mayer, Hämatoxylin nach Delafield, besonders nach Vorfärbung mit Orange G; vor Allem aber ist mir die Heidenhain'sche Methode der Hämatoxylinfärbung nach vorausgegangener Behandlung der Schnitte mit Eisenalaun von großem Nutzen gewesen.

A. Das Auge von Carinaria mediterranea.

Die Besprechung dieses Auges stelle ich nicht etwa desshalb voran, weil es die einfachsten Verhältnisse unter den von mir untersuchten Formen aufwiese; wir werden vielmehr später sehen, dass sich diese bei *Oxygyrus* finden. Aber in diesem großen Auge — bei Thieren von 15 bezw. 18 und 21 cm Länge maß die Längsachse des Auges 3,8 bezw. 4,2 und 4,9 mm, und ich bin überzeugt, dass noch größere Augen vorkommen — sind auch die histologischen Elemente größere als in den Augen der übrigen Formen, und daher kann man gerade an ihnen die besten Aufschlüsse vor Allem über den wichtigsten Punkt, die Beschaffenheit der Retina, bekommen. Außerdem ist mir dabei auch der Gesichtspunkt maßgebend, dass bei *Carinaria* die Verhältnisse der Nebensehzellen, die wir später kennen lernen werden, besonders durchsichtig sind.

Die Augen liegen so im Kopfe, dass ihre Längsachsen (Sehachsen) mit der Längsachse des Körpers im Allgemeinen parallel laufen (Fig. 34): das Linsenende liegt also vorn, der Sehnerv tritt an das hintere Ende; die scharfe hintere Kante des Auges steht nahezu senkrecht zur Medianebene des Körpers, so dass die beiden breiten Flächen des Bulbus dorsal und ventral gerichtet sind. Sie sind in einer Kapsel, die nach GEGENBAUR mit der Leibeshöhle kommunicirt, gelegen und zwar derart, dass ihre Wandung überall frei ist; nur der Sehnerv und die Muskeln, die in größerer Zahl an sie ansetzen, halten sie in ihrer Lage. Damit ist natürlich eine sehr freie Beweglichkeit der Augen bedingt, und weiter beruht hierauf auch die Möglichkeit, das Auge leicht mit Hilfe zweier Präparirnadeln zu isoliren — was bei der Untersuchung sehr zu statten kommt. Die Muskeln entspringen hauptsächlich am Cornearand und an der hinteren Kante; bei der Besprechung des Auges von *Pterotrachea mutica* werde ich sie zusammen mit den Muskeln dieser Species näher behandeln, da auch die Angaben von LEUCKART, GEGENBAUR und HENSEN sich auf Arten dieser Gattung beziehen.

Das Auge zeigt beim äußeren Anblick zwei Abschnitte, einen vorderen, durchsichtigen, kugelig gewölbten, der den größten Theil der Linse in sich birgt und etwas mehr als drei Viertel einer Kugel ausmacht — die Augenwandung wird hier hergebrachter Weise als Cornea bezeichnet — und einen hinteren größtentheils pigmentirten Abschnitt. Von oben gesehen hat dieser die Gestalt eines Trapezes, bei dem die kürzere der parallelen Seiten nach vorn gekehrt ist

(Fig. 35). Wir können ihn wieder in zwei Abtheilungen scheiden: den Boden oder Grundtheil (LEUCKART) des Auges, der die unpigmentirte Hinterkante und die ihr nach vorn aufsitzende Retina umfasst, und das Mittelstück (von LEUCKART als Verbindungstheil bezeichnet). Da, wo das Mittelstück an den Corneatheil ansetzt, ist sein Querschnitt rund, wird jedoch nach hinten mehr und mehr abgeplattet (vgl. Querschnitte Fig. 37 und 38); der Boden hat hinten eine abgerundete schmale Kante, an die der Sehnerv ansetzt. Die ventrale Seite des Auges ist konvex gewölbt (KROHN, LEUCKART), die dorsale ausgehöhlt, ihre seitlichen Ränder von der Mitte an nach hinten dorsalwärts eingeschlagen, wie es die Dorsalansicht Fig. 36 und der Querschnitt Fig. 38 zeigen.

Auf der dorsalen Fläche ist in der pigmentirten Augenwandung ein größerer Bezirk, in dem das Pigment fehlt; wir wollen ihn mit HENSEN Fenster nennen. Schon KROHN kannte diese »Pigmentlücke« bei *Carinaria*; dreieckig aber, wie er angiebt, ist sie nicht; vielmehr ist ihr vorderer Rand der vorderen Pigmentgrenze, der hintere dem Hinterrand parallel, an den Seitenrändern springt die pigmentirte Fläche gegen die Mitte vor, wie Fig. 35 zeigt. Dies Fenster tritt bei allen Individuen und stets in gleicher Form auf.

Wenn LEUCKART schreibt: »ich habe solche pigmentlose Stellen bei allen untersuchten Arten beobachtet, indessen auch zugleich die Überzeugung gewonnen, dass sie in Form und Ausdehnung die größten Verschiedenheiten zeigen und einzelnen Individuen selbst vollständig abgehen«, so lässt sich das nur auf individuelle Schwankungen deuten. Wenn jedoch solche wirklich vorkommen, so können sie nur ganz unbedeutend sein; ich habe zahlreiche Augen von *Carinaria* und *Pterotrachea mutica* gerade in Bezug auf das Verhalten der Fenster untersucht, und nie ist mir eine Abweichung in der Form des Fensters aufgefallen, geschweige denn ein völliges Fehlen desselben begegnet.

Bei Betrachtung von der ventralen Fläche sieht man in der pigmentirten Augenwandung eine große Anzahl kleiner pigmentfreier Punkte auf einer länglichen Zone, die quer über den pigmentirten Abschnitt etwas vor dessen Mitte sich hinstreckt; die Pigmentwandung sieht hier geradezu siebartig durchbrochen aus (Fig. 36): es schieben sich zwischen die pigmentirten Zellen der epithelialen Augenwand andere, pigmentlose Zellen von besonderer Bedeutung ein, von denen wir unten noch zu reden haben. Auch diese durchbrochene Zone ist in ihrem Auftreten und in ihrer Lage vollkommen konstant.

An der hinteren Kante des Auges setzt sich nur dort, wo der Sehnerv seinen Ursprung nimmt, ein eigentlicher, aus Nervenmasse

bestehender Kiel ab, wie ihn die anderen Formen zeigen (vgl. Fig. 39 mit Fig. 68).

Die gesammte Augenwandung setzt sich aus zwei Schichten zusammen, einer äußeren, bindegewebigen und einer inneren epithelialen. Die bindegewebige Lage überzieht das ganze Auge von außen; sie wurde von früheren Autoren bis auf HENSEN vorn als Cornea, im hinteren Augenabschnitt als Sclerotica bezeichnet; wir wollen sie mit HENSEN Augenhülle nennen. Sie hat an den verschiedenen Theilen des Auges eine wechselnde Dicke. So weit sie den durchsichtigen Theil der Augenwand, die Cornea, bilden hilft, ist sie sehr dünn; sie enthält hier nur spärliche Kerne, und zwar hauptsächlich in den Theilen, die an das Mittelstück grenzen, im distalen Theile der Cornea konnte ich keine finden. Am Mittelstück setzt sich jene dünne Haut, die wir an der Cornea treffen, weiter fort, wird aber hier noch verstärkt durch lockere faserige Schichten von verschiedener Dicke (vgl. Fig. 41 mit Fig. 56), die sich zwischen jene und das Epithel einschieben; in ihnen finde ich längliche Kerne verstreut, die wohl zu den Bindegewebsfasern gehören. Ob auch Muskelfasern in der Augenhülle liegen, wie ich sie bei *Pterotrachea coronata* durch Methylenblaufärbung des überlebenden Auges darstellen konnte, weiß ich nicht. An der hinteren Kante wird die Hülle besonders dick (Fig. 39 und 43); hier verlaufen in der bindegewebigen Grundlage die von der Retina und den Augenwandungen kommenden Nervenfasern zu der Abgangsstelle des Sehnerven und finden sich Anhäufungen von nervösen Zellen.

Die innere Schicht der Augenwandung wird durch ein zusammenhängendes, einschichtiges Epithel gebildet, das in den einzelnen Abschnitten des Auges in verschiedener Weise modificirt ist. Am Vorderende, wo in der Augenwand kein Pigment vorhanden ist, kann man es als Corneaepithel bezeichnen; auf einem langen schmalen Streifen, der den Hintergrund des Auges einnimmt, haben die Zellen besondere Fortsätze, die in das Augeninnere hineinragen und die Endorgane für die Reizaufnahme tragen: diesen Abschnitt bezeichnet man als Retina. Die zwischen Cornea und Retina sich ausdehnende Epithelauskleidung nennen frühere Autoren Pigmenthaut; wenn sich dieser Name auch durch seine Kürze empfiehlt, so ist es doch vielleicht besser, sie »präretinale Zone« zu benennen, mit Rücksicht darauf, dass sie in einem weiten Bezirk (dem Fenster) der Pigmentirung ganz entbehrt.

HENSEN hat bei *Pterotrachea* die »Pigmenthaut« wiederum in

einzelne Abtheilungen gesondert, welche durch die pigmentlosen Fenster getrennt werden: der Cornea benachbart die Pigmenthaut im engeren Sinne, neben der Retina die Costae und so fort; diese Benennungen lassen sich bei *Carinaria* höchstens für die dorsale Seite anwenden; auf der ventralen Seite ist ja das trennende Fenster gar nicht vorhanden. Jedenfalls ist die präretinale Zone nicht überall gleich gebaut: die verschiedene Dicke des Epithels sowie das Vorhandensein oder Fehlen intraepithelialer und epithelialer Nervenzellen bewirkt mannigfache Unterschiede zwischen den einzelnen Theilen.

Das Corneaepithel dehnt sich kuppelförmig, und ist nach außen von der hier sehr dünnen Augenhülle überzogen. Es besteht aus säulenförmigen Zellen, die von der Pigmentwand gegen den Scheitel der Kuppel um mehr als das Doppelte an Höhe zunehmen. Die Zellen enthalten ein feinkörniges Protoplasma, das sich an dem der Linse zugekehrten Ende dunkler färbt als am basalen; der große Kern liegt ganz im basalen Theil der Zelle.

An das Corneaepithel schließen sich in einer scharf markirten Linie die Zellen der Pigmenthaut an. Sie unterscheiden sich von ihnen durch die weniger granulirte Beschaffenheit des Zellkörpers; der Kern liegt mehr gegen die Mitte der Zelle, und schließlich enthalten sie meist Pigment. So weit die Augenwand dunkel ist, liegt in diesen Zellen ein dunkelbrauner Farbstoff angehäuft, und zwar stets in dem Theil, der gegen das Augeninnere sieht. In der Nähe der Cornea sitzt das Pigment nur in der freien Kuppe der Zelle (Fig. 40), weiter hinten dagegen nimmt es die ganze distale Hälfte derselben bis zu dem Kern ein, der selbst davon frei bleibt (Fig. 41); ja es kann selbst den gesammten Zellkörper erfüllen, wie das in nächster Nähe der Retina (Fig. 44) der Fall ist. Die wechselnde Höhe der Zellen in diesem Abschnitt erkennt man am besten aus den beigefügten Zeichnungen von Längs- und Querschnitten durch das Auge (Figg. 37—39). Ich weise nur auf Einiges hin: an den Seitenrändern des Fensters sind die Zellen durch besondere Höhe ausgezeichnet; es ist ein Zellenwulst gebildet, der vielleicht eine statische Bedeutung hat als Stützbalken in der Augenwand. Im Allgemeinen nimmt das Epithel der Pigmenthaut von vorn nach hinten an Dicke ab; erst ganz in der Nachbarschaft der Retina ist es wieder dicker. Gründe für diese Verschiedenheiten zu finden ist schwierig; vielleicht kommt Folgendes in Betracht: Da wo das Epithel dick ist, sind die einzelnen Zellen schlanker, es stehen also auf dem gleichen Raum mehr Zellen; wo es dagegen dünn ist, sind die Zellen niedriger

und breiter und nehmen mehr Platz in der Fläche ein; da nun den Zellen der Pigmenthaut die Absonderung des Glaskörpers obliegt, so werden in dem vorderen Theil des Auges, wo der Querschnitt im Verhältnis zum Umfang größer, also der Glaskörper relativ massiger ist, mehr Zellen zu seiner Absonderung nöthig sein als im hinteren, wo bei der plattgedrückten Augenform die Fläche des Querschnitts im Verhältnis zum Umfang viel geringer ist; die Folge davon ist, dass im vorderen Theil das Epithel höher, im hinteren niedriger sein muss. Neben der Retina sind die Zellen des Pigmentepithels gelegen, welche die Membrana limitans abscheiden: sie sind daher hoch und schlank, so dass auf einem schmalen Bezirk viele vereinigt sind (Fig. 46). Einiges wird sich auf diese Weise erklären lassen; wahrscheinlich kommen aber noch andere Gesichtspunkte in Betracht.

In der ventralen Wandung des Carinaria-Auges ist das Epithel der Pigmenthaut in der hinteren Hälfte eigenthümlich modificirt: es finden sich nämlich im basalen Theil desselben, welcher der Augenhülle zugekehrt ist, eine große Menge von Zellen eingelagert. Hier sind die Epithelzellen in ihrer basalen Hälfte von der Stelle ab, wo der Kern liegt, sehr verdünnt. Diese verschmälerten Zellenden schließen sich bündelweise eng an einander und bilden gleichsam Säulen, die den zusammenhängenden pigmentirten Theil des Epithels wie eine Decke tragen, zwischen sich aber ausgedehnte Zwischenräume lassen. In diesen Räumen, also innerhalb des Epithels liegen die erwähnten Zellen (Fig. 41 nz_2). Schon an Längsschnitten senkrecht zur Augenwand sieht man außer diesen Zellen dünne faserige Stränge, einzeln oder zu mehreren, durch die Epithellücken verlaufen, und nicht selten kann man den direkten Zusammenhang dieser Fasern mit den Zellen wahrnehmen. Die Gestalt der Zellen selbst kann man jedoch am besten auf Flächenschnitten durch die Augenwand erkennen (Fig. 42): es sind umfangreiche Zellen mit großem, meist länglichen Kern, der ein ansehnliches Kernkörperchen enthält; sie senden eine Anzahl Fortsätze nach verschiedenen Richtungen aus, von denen einer, der mehr oder weniger direkt gegen die Hinterkante zustrebt, oft auf weite Strecken zu verfolgen ist. Dort verlaufen dann die faserförmigen Fortsätze, zu Bündeln vereinigt (Fig. 46), zwischen den basalen Theilen der Retinazellen hindurch zu der Nervenmasse, die in den Sehnerven übergeht. Noch deutlicher fand ich das bei *Pterotrachea mutica*, wo ich ähnliche Zellen mitsammt ihren Fasern mit Methylenblau gesondert darstellen konnte (siehe unten). Das Verhalten der Fasern macht es wahrscheinlich, dass es Nervenfasern sind; die

Zellen, von denen sie ausgehen, wären daher als multipolare Nervenzellen anzusehen.

Im hintersten Theile der ventralen Augenwand, dicht vor den Zellen, welche die Membrana limitans ausscheiden, ist eine zweite Art intraepithelialer Zellen zu erkennen (Fig. 41 nz_1); sie liegen dicht bei einander, sind kleiner als die vorigen, birnförmig, und haben nur einen Fortsatz, der nach hinten läuft und sich jenen Nervenbündeln zugesellt. Wir müssen also auch diese unipolaren Zellen für nervös halten.

Ähnliche unipolare Zellen, jedoch nur in geringer Menge, finden sich im hinteren Abschnitt der dorsalen Augenwand; die von ihnen ausgehenden Nervenfasern laufen zunächst in der Basis des Epithels nach hinten und treten vor der Stelle, wo die Limitanszellen liegen, in das Bindegewebe des hinteren Augenrandes ein (Fig. 43 *, **). Dort verlaufen sie dicht unter dem obersten Häutchen der hier sehr verdickten Augenhülle, so dass man sie bei Betrachtung des frischen Auges erkennen kann. Indem die Fasern sich trennen und mit anderen vereinigen, entsteht der Anschein eines Flechtwerks von Bündeln (Fig. 44). Ein körniger Streif, dessen Zusammensetzung aus Zellen auf Schnitten deutlich wird, zieht sich an der ganzen dorsalen Fläche des Hinterrandes entlang: man könnte glauben, die Fasern träten hier in ein bandförmiges Ganglion ein, aus dem auf der Hinterseite wieder Fasern austräten; Schnitte jedoch zeigen, dass die Fasern an dieser Zellanhäufung vorbeilaufen. Noch deutlicher wird das an Methylenblaupräparaten, an denen einzelne dieser Nervenfasern sich gefärbt haben (Fig. 45); man erkennt hier zugleich am unregelmäßigen Verlauf dieser Fasern, wie der Anschein eines Flechtwerks zu Stande kommt. Auf der ventralen Seite des Hinterrandes ist von einem solchen Nervenflechtwerk nichts zu bemerken.

Gegenbaur bildet Taf. VII, Fig. 2 dies Nervenflechtwerk getreu ab; er bezeichnet es als Nervenendausbreitung am hinteren Rande des Auges; die erwähnte Zellenleiste ist die Körnerschicht Gegenbaur's.

Jener Zellstreif, den man bei Betrachtung des unverletzten Auges durchschimmern sieht, besteht aus zahlreichen birnförmigen Zellen, die den unipolaren Nervenzellen der Augenwandung durchaus ähnlich sehen (Fig. 43 nz_1); jede der Zellen setzt sich ebenfalls in eine Faser fort, und diese ziehen vereint mit den Fasern, die von den intraepithelialen Nervenzellen der dorsalen Wand kommen, gegen den Hinterrand des Auges, um sich dort mit der zum Sehnerven gehenden Nervenmasse zu vereinigen bezw. direkt in den Kiel überzu-

gehen, wie an der abgebildeten Stelle. Die Zellanhäufung hat ein ganglionartiges Aussehen; aber man sieht in sie keine Fasern ein-, nur welche austreten; die von vorn kommenden Fasern laufen sicher daran vorbei. Ich kann daher für die Zellen keine Funktion centraler, verknüpfender Zellen annehmen; sie sind meiner Ansicht nach vielmehr den unipolaren Zellen innerhalb des Epithels gleichwerthig.

Was die Funktion all dieser höchst wahrscheinlich nervösen Zellen ist, lässt sich schwer sagen. Sie haben eine ähnliche Lage wie die Costalzellen, die GRENACHER bei *Pterotrachea coronata* beschreibt; aber ich konnte in ihrem Plasma nie eine solche lichtbrechende, rundliche Masse von sekretartigem Aussehen bemerken, wie sie für die Costalzellen charakteristisch ist und die ich bei ganz demselben Konservirungs- und Färbungsverfahren an meinen Pterotrachea-Präparaten stets deutlich wahrnehmen konnte; dazu kommt, dass ich bei Pterotrachea außer den Costalzellen auch noch ähnliche intraepitheliale Nervenzellen gefunden habe, wie hier bei *Carinaria*, sowohl uni- wie multipolare. An ein Ganglion opticum in der Augenwandung kann nicht gedacht werden, da sich leicht verfolgen lässt, dass die Retinazellen ihre Fasern keinenfalls hierher, sondern direkt zum Sehnerven senden. Bei der peripheren Lage der Zellen wäre es wohl naheliegend, sie als Sinneszellen aufzufassen; aber welchem Sinne sollen sie dienen? Ich wüsste nicht, wie man das etwa experimentell feststellen könnte. Theoretisch kann man von vorn herein den chemischen Sinn ausschließen; auch an eine Reaktion auf mechanische Reize ist schwer zu denken bei den in einem Hohlraum frei aufgehängten Augen. Am naheliegendsten wäre es, sie auch für lichtempfindliche Zellen zu halten. Aber in ihrem Bau findet sich kein Anhalt dafür, weder Stäbchen, noch Stiftchen, noch auch Binnenkörper, wie sie etwa bei den Costalzellen von *Pterotrachea* vorhanden sind, finden sich hier. Ich muss mich also leider begnügen, ihr Vorhandensein konstatirt zu haben, und muss die Frage nach ihrer funktionellen Bedeutung offen lassen.

Im Anschluss an die besprochenen Teile der Augenwand möchte ich gleich die Linse und den »Glaskörper« betrachten, bevor ich auf die Retina eingehe. Beide sind offenbar nicht aus Zellen zusammengesetzt, sondern Sekretionsprodukte. Die Linse ist kugelig und verhältnismäßig sehr groß; in einem Auge von 4,5 mm Länge hatte sie 2 mm Durchmesser. Sie besteht aus homogener Masse, die jedoch eine deutliche koncentrische Streifung zeigt, wie bereits HENSEN beschreibt. Ihre Substanz ist im Inneren härter als außen (GEGEN-

BAUR); das äußert sich auch darin, dass die äußeren Schichten sich stärker färben (in der Zeichnung Fig. 39 habe ich das nicht angegeben). Irgend welche Linsenhülle konnte ich nicht finden.

Zwischen Cornea und Linse scheint bei *Carinaria* ein Zwischenraum vorhanden zu sein, eine »vordere Augenkammer« oder allgemeiner ein »prälenticularer Raum«. Auf Schnitten tritt derselbe sehr deutlich auf, könnte aber hier als Produkt einer Schrumpfung des Glaskörpers betrachtet werden, wodurch die Linse von der Cornea abgezogen würde. Aber auch an frischen Präparaten nehme ich diese Lücke wahr (Figg. 35 und 36). Das Einzige, was mich stutzig macht, ist das Fehlen irgend welchen Niederschlags, der als letzte Spur von einer serösen Flüssigkeit, die den Raum ausfüllte, übrig geblieben wäre, wie ein solcher bei *Oxygyrus* vorhanden ist.

KROHN (23) giebt an, dass im prälenticularen Raum eine dem Glaskörper an Konsistenz ähnliche Masse sich befinde; LEUCKART (26) widerspricht dem und findet vielmehr einen Sammelkörper in Form einer konvex-konkaven Linse mit kurzem Radius, der aus einer Anhäufung von Zellen besteht, welche durch Größe und Einbettung in eine strukturlose Grundsubstanz an die Zellen der Sclerotica erinnern, aber anstatt des Kernes einen stäbchenförmigen Körper enthalten; dieser ist so fest, dass er der Einwirkung von Kalilauge längere Zeit widersteht. Von einem solchen Gebilde konnte ich bei keiner der mir vorliegenden Formen etwas finden, obgleich die Cornea unverletzt blieb, also an ein Ausfallen desselben nicht gedacht werden kann. Auch GRENACHER konnte bei *Pt. coronata* LEUCKART's Befund nicht bestätigen. Sollte LEUCKART das Corneaepithel bei dieser Beschreibung im Auge gehabt haben? Der Vergleich mit den Verhältnissen im menschlichen Auge, der noch LEUCKART und GEGENBAUR stets vorschwebte, lässt an der Cornea kein hohes inneres Epithel erwarten: als Cornea wurde nur der betreffende Theil der Augenhülle angesehen, daher die wiederkehrende Angabe, dass die Cornea die Fortsetzung der Sclerotica sei; desshalb wurde die nach innen von dem bindegewebigen Cornea-Antheil gelegene Masse als nicht zur Augenwand gehörig betrachtet. Daher beschreibt denn auch GEGENBAUR sowohl bei *Carinaria* als bei *Pterotrachea* auf der der Cornea zugewandten Linsenfläche ein Epithel, das trotz der Angabe des Forschers, dass es platt sei, doch wohl nichts Anderes sein kann als das Corneaepithel.

Über die Entstehung und das Wachsthum der Linse bin ich völlig im Unklaren: sie ist zweifellos ein Sekretionsprodukt, und es erscheint mir wahrscheinlich, dass sie von den Zellen des Corneaepithels gebildet wird; das Aussehen derselben mit ihrem granulirten Plasma und dem ganz basal gelagerten Kern würde auch mit einer Funktion als Sekretzellen wohl zu vereinigen sein. Die zunächst gelegenen Zellen der pigmentirten Augenwandung scheinen schon an der Absonderung des Glaskörpers betheiligt zu sein; wenigstens sah

ich bei einem mit HERMANN'scher Flüssigkeit fixirten Präparat diesen Zellen bürstenartige Bündel von Sekretfäden anhängen (Fig. 40), wie den Zellen der übrigen Pigmenthaut, so dass sie fast das Aussehen von Flimmerzellen hatten: bei den Zellen des Corneaepithels war nichts Derartiges zu bemerken. Woher aber der koncentrische Bau der Linse? Setzen sich die neuen Schichten an wie bei dem Krystall, der aus einer Mutterlauge heraus sich bildet? Eine plasmatische Matrix, wie etwa bei den Stärkekörnern, ist ja bei der Linse nicht vorhanden.

Der »Glaskörper« wird zweifellos von den Zellen der Pigmenthaut abgesondert, mögen sie Pigment enthalten oder davon frei sein. Man erkennt an günstigen Präparaten die Sekretfäden, die von ihnen ausgehen (z. B. Fig. 40) und sieht auch innerhalb des »Glaskörpers« eine bestimmte Schichtung etwa senkrecht zur Augenachse (GRENACHER), die ebenfalls mit einer solchen Entstehungsweise zusammenhängen dürfte.

Der langgestreckte Boden der Augenblase wird eingenommen von der schmalen Retina. Da an der inneren und äußeren Seite des Auges der Augengrund dorsalwärts eingebogen ist, macht auch die Retina diese Biegung mit. Die Einbiegungen der äußersten Augenzipfel liegen mit ihrer Basis etwas weiter nach vorn als der übrige Augengrund. Die gesammte Retina liegt also nicht in einer senkrecht zur Augenachse stehenden Ebene, sondern ist so gebogen, dass man auf Schnitten in gewisser Höhe nur die Enden trifft, nicht den mittleren Theil. In Fig. 38 habe ich in einem solchen Querschnitt den Verlauf des mittleren Retinatheils, auf die Schnittebene projicirt, eingezeichnet; man erkennt daran zugleich auf das deutlichste, dass die Längsrichtung der Retina einen Bogen mit stark eingeschlagenen Enden bildet.

In den Grundzügen ihres Baues stimmt die Retina von *Carinaria* (Fig. 46) völlig mit dem überein, was GRENACHER bei *Pterotrachea coronata* ermittelt hat. Nur liegen die Verhältnisse in unserem Falle einfacher, wegen der geringeren Menge von Elementen, die in die Retina eingehen. Der Boden der Augenblase ist ausgekleidet von einem schmalen Streifen großer cylindrischer Zellen, die sich durch große runde Kerne auszeichnen: es sind die Retinazellen. Die dünne Cuticula, welche die benachbarten Zellen der pigmentirten Augenwand bedeckt, setzt sich auch auf diese großen Zellen fort, aber sie überzieht nicht ihr inneres, der Augenhöhlung zugewandtes Ende, sondern sie durchschneidet sie geradezu und theilt sie in zwei Theile,

einen, der nach vorn und innen und einen, der nach hinten und außen gelegen ist; so weit sie die Retinazellen durchsetzt, nennen wir sie mit GRENACHER Grenzmembran. Vergleichen wir die Retinazellen mit den Nachbarzellen, so liegt die Annahme nahe, dass ihre ursprüngliche Ausdehnung nur bis zur Grenzmembran reichte und dass der innere Theil der Retinazellen einen Auswuchs oder Fortsatz derselben vorstellt, der den Nachbarzellen fehlt. GRENACHER nennt ihn Stäbchensockel oder kurz Sockel. Nach außen von der Grenzmembran enthalten die Retinazellen Pigment, das sich auch in einzelnen Fällen auf die inneren Theile derselben ausdehnt. Die Cuticula bezw. ihre Fortsetzung, die Grenzmembran, beschreibt hier auf Querschnitten durch die Retina einen tiefen Bogen, der körperlich als eine tiefe, den Augengrund der Länge nach durchziehende Grube sich darstellt. Die dorsale Wand dieser Grube wird von Pigmentzellen gebildet, die sich von den übrigen Pigmentzellen der Augenwand durch ihre breite Form und die basale Lage des Kernes unterscheiden, sowie dadurch, dass sie ganz von Pigment erfüllt sind, so dass man ihre Kerne nur hier und da zu sehen bekommt (Fig. 46 *pk*). Die ventrale Wand und der Boden der Grube werden von den großen Retinazellen eingenommen, deren Körper etwa senkrecht zur Grenzmembran gerichtet ist. Nach der verschiedenen Länge und der Zusammenordnung ihrer Fortsätze, die über die Grenzmembran hinausragen, werden die Retinazellen in zwei Gruppen getheilt, deren eine den Boden der Grube einnimmt, während die andere am ventralen Rande derselben steht. Von den ersteren haben die am meisten dorsal stehenden Zellen den kürzesten Fortsatz, die am weitesten ventral stehenden den längsten, und die Fortsätze legen sich derart an einander, dass ihre Enden auf Schnitten in einer Linie liegen, die dem dorsalen Rande der Grube etwa parallel läuft, dass sie also, wenn wir uns das körperliche Bild der Retina rekonstruiren, in einer Ebene liegen, die der Länge nach durch den Augengrund verläuft und der dorsalen Grubenwand parallel ist. Bei den Retinazellen, welche die ventrale Grubenwand bilden, sind die Fortsätze nur wenig in ihrer Länge verschieden, nur die nach vorn zu gelegenen werden zunehmend ein wenig länger als die hinteren; die Ebene, in der ihre Enden liegen, ist daher nahezu parallel der ventralen Grubenwandung, aber auch fast parallel der Ebene, in welcher die Zellfortsätze der ersten Zellgruppe endigen. Die Fortsätze der Retinazellen liegen also in zwei Gruppen: die dorsalen bilden eine Leiste, die im Grunde der Retinagrube entspringend diese der Länge nach durchläuft und im Querschnitt ein rechtwink-

liges Dreieck vorstellt, dessen Hypotenuse ventral gekehrt ist; die Richtung der Zellfortsätze ist der Hypotenuse parallel. Die ventrale Gruppe der Fortsätze bekleidet die ventrale Wand der Retinagrube.

An ihren Enden sind diese Fortsätze der Retinazellen, die Sockel, in eigenthümlicher Weise umgebildet. Auf Schnitten, die senkrecht zum Längsverlauf der Retina gehen, sieht man an jedem Sockel ein Bündel bürstenartig neben einander stehender Fädchen, welche an die Stiftchen im Planaria-Auge erinnern (Figg. 46 u. 47*a* u. *b*). An Präparaten, die mit Sublimat fixirt und nach der Benda'schen Eisenhämatoxylinmethode gefärbt waren, erkennt man an der Stelle, wo die »Fädchen« aus dem Sockel entspringen, feine dunkle Punkte oder kurze Striche, die in gleicher Zahl wie die »Fädchen« vorhanden sind; ich konnte nicht genau unterscheiden, ob sie stärker färbbare Verdickungen der »Fädchen« vorstellen, oder ob sie in den Zwischenräumen zwischen ihnen liegen, wie ähnliche Gebilde an der Basis der Flimmern in Flimmerzellen; die in Fig. 47*b* abgebildete Stelle, wo ein Fädchen sich von den übrigen losgelöst hat und mit ihm einer der dunklen Punkte, lässt mich zu der ersten Annahme neigen, spricht aber durchaus nicht eindeutig für diese. An Formolmaterial erscheint bei der gleichen Färbung die Punktreihe an der Basis der »Fädchen« nicht; dagegen färben sich die freien Enden der »Fädchen« bis zur Hälfte ihrer Länge dunkler und bilden damit eine gegen die inneren, heller gefärbten Enden scharf abgesetzte Zone. Mit jedem solchen »Fädchen« scheint sich eine der Fibrillen zu verknüpfen, die sich im Sockel und von da weiter in die Zelle verfolgen lassen und in beiden eine deutliche fibrilläre Längsstreifung hervorrufen. Führen wir dagegen den Schnitt senkrecht zur vorigen Schnittrichtung, parallel mit der Richtung der »Fädchen« (Fig. 48), so sehen wir, dass jedem »Fädchen« ein schmales Plättchen entspricht, das bei der vorigen Schnittrichtung eben nur in seinem fadenförmigen Längsschnitt sichtbar war. Es trägt also das Ende jeden Sockels eine Anzahl von vorn nach hinten über einander stehender Plättchen. Diese Plättchenstruktur wurde zuerst von Grenacher bei *Pterotrachea coronata* nachgewiesen. Die Plättchen verschmälern sich gegen ihr freies Ende zu, wie Fig. 48 zeigt; an ihrer Basis und in ihrer Mitte erkennt man einen querlaufenden, stärker gefärbten Streifen; ersterer entspricht wohl der basalen Punktreihe bei der vorigen Ansicht, letzterer der Grenze der dunkler gefärbten freien Hälften der »Fädchen«. Das Plättchen ist gegen den Sockel nicht scharf abgesetzt, wie etwa eine Cuticula gegen ihre Matrixzelle; vielmehr scheinen von dem basalen dunkeln

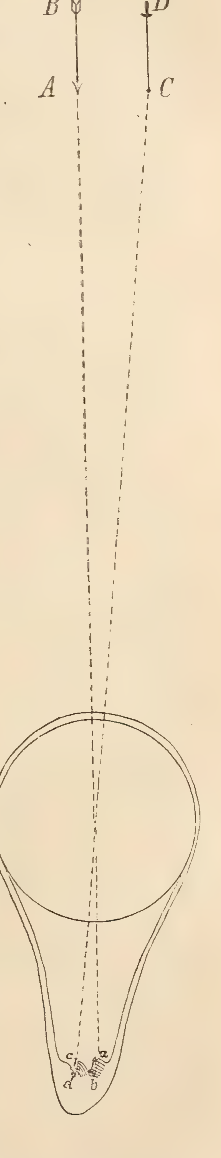
Streifen zahlreiche kleine Spitzchen dicht neben einander vorzuragen und in die Fibrillen der Sockelsubstanz überzugehen, so dass das Plättchen mit einer ganzen Reihe solcher Fibrillen in Verbindung stände. Am Plättchen selbst erscheint eine feine Streifung in seiner Längsrichtung. Das Alles führt mich zu der Vermuthung, dass es durch Verschmelzung einzelner Fäserchen entstanden sei, deren jedes das Ende einer Fibrille des Sockelplasmas darstellt.

Diese Plättchen an einem Sockel bilden offenbar das recipirende Endorgan der betreffenden Retinazelle, wie die Stiftchen in der Sehzelle bei den Planarien. Wenn die Plättchen durch Verschmelzung einzelner faserförmiger Bestandtheile gebildet sind, wie ich es oben vermuthet habe und weiter unten noch näher zu begründen Gelegenheit haben werde, so wären die recipirenden Endigungen an der Sehzelle von Carinaria direkt mit denen der Stiftchenzellen im Becherauge von Planaria torva zu vergleichen.

Schneidet man parallel der Grenzmembran durch eine der Sockelgruppen, so sieht man eine eigenartige Anordnung der Sockel in Reihen, die senkrecht zur Längserstreckung der Sockelgruppe verlaufen (Fig. 49); dadurch wird bewirkt, dass die Plättchen der in einer Reihe stehenden (fünf bis sechs) Sockel ebenfalls in einer Reihe liegen, die der Augenachse und somit der Richtung des einfallenden Lichtstrahls etwa parallel sind. Dabei schließen sich die einzelnen Sockel und ihre Plättchensätze bald dicht an einander, bald sind sie durch kleine Abstände von einander getrennt — ich finde beides im gleichen Präparate neben einander, letzteres an der ersten (ventralen), dieses in der zweiten (dorsalen) Sockelgruppe der Retina (Fig. 46); man darf also jenes kaum als Kunstprodukt in Folge von Schrumpfung auffassen. An der zweiten Sockelgruppe hätten wir also bei *Carinaria* Plättchensäulen, die, wie eine Säule aus einzelnen Säulentrommeln, so aus einzelnen Plättchensätzen aufgebaut wären, und zwar aus so vielen, als zugehörige Sockel bezw. Retinazellen vorhanden sind.

Grenacher (11) hat diese Plättchensäulen als Stäbchen bezeichnet und mit einem Rhabdom der Arthropoden verglichen, »und zwar in dem Sinne, dass jedes Einzelstäbchen seine Entstehung einer Anzahl von Retinazellen verdankt. Während aber die Komponenten eines Rhabdoms neben einander gelagert sind, sind sie hier über einander gelagert, und mit einem Längsrande frei, mit dem andern mit den zugehörigen Sockelenden verwachsen«. Ich kann mich dieser Auffassung des vortrefflichen Forschers nicht anschließen. Morpho-

logisch vermag ich die Plättchensäulen desshalb nicht als eine Einheit aufzufassen, weil sich dicht neben diesen verwachsenen Plättchensätzen regelmäßig solche finden (an der ersten Sockelgruppe), bei denen die Wurzeln der Plättchensätze in einer Vertikalreihe durch einen Zwischenraum getrennt sind und ihre Enden sich nur eben berühren. Als funktionelle Einheit kann ich die GRENACHER'schen »Stäbchen« auch nicht ansehen, wie ich in der folgenden Betrachtung begründen will.



Wenn von einem in einer gewissen Entfernung vor dem Auge befindlichen leuchtenden Punkte ein Bild in einem Punkte der Retina entsteht, so wird ein anderer leuchtender Punkt, der in der gleichen Richtung etwas weiter von dem Auge entfernt ist, sein Bild weiter hinten an der gleichen Stelle des Augenhintergrundes haben. Ein accommodationsfähiges Auge, etwa eines Wirbelthieres, wird beide Punkte, so weit sie sich nicht verdecken, nach einander scharf sehen können. Beim Arthropoden-Auge, wo sich das Rhabdom durch den größten Theil oder die ganze Retinula hindurch erstreckt, wird der nähere Lichtpunkt im distalen, der fernere im proximalen Theile des Rhabdoms sein scharfes Bild haben und die beiden Stellen werden durch die betreffenden Lichtwirkungen afficirt werden; aber es bekommen alle Retinulazellen, die an dem Aufbau des Rhabdoms betheiligt sind, genau den gleichen Eindruck, und es ist fraglich, ob für eine einzige Retinula eine Unterscheidung möglich ist, welcher Punkt der nähere, welcher der fernere sei; die Vielheit der Zellen dient nur zur Verstärkung des vom Reize hervorgerufenen Eindrucks. Anders bei den Heteropoden. Hier wird ein näherer Lichtpunkt sein Bild in einem der vorderen (distalsten) Plättchensätze haben, ein fernerer vielleicht im nächst hinteren, ein noch fernerer noch weiter hinten; so wird in der beigedruckten Textfigur die Spitze des Pfeiles *A B* ihr Bild bei *a* haben, das Federbüschel *B* desselben aber bei *b* abgebildet werden. Es wird durch den so bewirkten Reiz in jedem Falle nur eine

Retinazelle, jedes Mal aber eine andere betroffen: es bekommen nicht alle Retinazellen, die mit einem »Stäbchen« im Sinne GRENACHER's verbunden sind, den gleichen Eindruck, sondern jede einen anderen. Ein solches »Stäbchen« ist also nicht eine physiologische Einheit wie das Rhabdom der Arthropoden, es besteht physiologisch aus eben so vielen Theilen wie morphologisch; es vermag gleichzeitig so viele verschiedene Reize aufzunehmen als Zellen zu seiner Zusammensetzung beitragen. Wenn daher auch die einzelnen Plättchensätze vielfach dicht auf einander liegen, so ist doch kein Grund vorhanden, sie zu einer Einheit zusammenzufassen und zusammen als Stäbchen zu bezeichnen.

Ganz seltsam, und von allem Anderen, was wir in der Thierreihe kennen, abweichend ist jedoch das Bild, welches von solch einem *Carinaria*-Auge wahrgenommen wird. Die Endorgane der Zellen liegen in zwei langen schmalen Ebenen, die mit ihrem kurzen Durchmesser, *ab* und *cd* in der Textfigur, so gerichtet sind, dass sie mit den einfallenden Lichtstrahlen nur einen kleinen Winkel bilden. Die Endorgane (Plättchensätze), die am distalen Rand dieser Ebene liegen, erhalten zusammen ein Bild von allen Punkten, die vor dem Auge liegen in einer Linie, deren Richtung senkrecht zur Sehachse liegt — in dem beigegebenen Schema würden also die der Stelle *a* entsprechenden Plättchensätze das Bild einer Linie erhalten, die im Punkte *A* auf der Papierebene senkrecht steht; die proximalsten Plättchensätze erhalten ebenfalls ein Bild von einer Linie, die der vorigen parallel, aber vom Auge ferner ist — im Schema erhalten die Plättchensätze *b* das Bild der Linie, die in *B* auf der Papierebene senkrecht steht. Die Gesammtheit der zu einer Gruppe vereinigten Plättchensätze »übersieht« also die Ebene zwischen jenen beiden Linien, also nicht eine Ebene, die senkrecht zur Sehachse steht, wie in anderen Retina-Augen, sondern eine solche, die mit der Sehachse parallel läuft — im Schema eine Ebene, die in der Linie *AB* senkrecht auf der Papierebene steht. Es werden also so viele solche Ebenen »überblickt«, als Gruppen von Plättchensätzen in der Retina vorhanden sind: bei *Carinaria* also zwei (im Schema die Ebene, welche senkrecht zum Pfeil *AB* steht, für die ventrale Gruppe, die senkrecht zum Florett *CD* für die dorsale Gruppe von Plättchensätzen), bei *Pterotrachea coronata* sechs. Der optische Hilfsapparat, speciell die Linse, hat hier weniger den Zweck, zur Wahrnehmung eines scharfen zusammenhängenden Bildes der Gegenstände, als vielmehr zu einer Wahrnehmung der verschiedenen Entfernungen zu verhelfen,

indem die näheren Gegenstände andere Retinazellen reizen als die ferneren.

Eine Accommodation ist damit unnöthig geworden; und in der That finden wir in dem so hoch entwickelten Auge von *Carinaria* keine Einrichtung, die eine solche bewirken könnte: weder vermag die Linse ihre Gestalt zu verändern, noch sind Mittel vorhanden, um den Abstand von Linse und Retina zu verändern — die wenigen Muskeln, die sich in der Augenwand finden, dürften hierzu kaum genügen. Im Übrigen bietet die große Beweglichkeit des Auges einen Ersatz für die geringe Breite der Bilder: es wird die Umgebung geradezu optisch abgetastet, wenn die »überblickten« Ebenen verschoben werden.

Kehren wir zur Beschreibung der Retina zurück! Was den Ansatz der Nervenfasern an die Sehzellen betrifft, so muss ich mich ganz dem anschließen, was GRENACHER für das Auge von *Pterotrachea coronata* ermittelt hat: die Nervenfortsätze entspringen aus den Zellen nicht von deren unterstem Ende, sondern etwas weiter vorn, und von dieser Stelle aus gehen noch gegen die Basis hin wurzelartige Ausläufer der Zelle, zwischen denen die Nervenbündel durchlaufen, die von den periphereren Theilen der Retina und von der Augenwand her kommen.

Die Retina wird gegen den »Glaskörper« zu überdeckt von einer dicken Sekretmasse, die membranartig ausgebreitet erscheint und von GRENACHER als Limitans bezeichnet ist. Diese ist bei *Carinaria* nicht zusammenhängend wie bei *Pterotrachea* und *Oxygyrus*, sondern besteht aus zwei Hälften, die einander nahezu parallel verlaufen und den beiden Gruppen von Sehzellen der Lage nach entsprechen (Fig. 46). Die Membran ist von homogener Beschaffenheit; sie ist, wie GRENACHER gezeigt hat, ein Sekretionsprodukt. Ihre Matrixzellen sind bei *Carinaria* in der Hauptsache die der Retinagrube zunächst benachbarten Epithelzellen der Augenwandung; sie sind pigmentirt wie die übrigen Zellen der Pigmenthaut und unterscheiden sich von ihnen nur durch größere Schlankheit (Fig. 46 $limz_1$); mit ihnen sieht man die Limitans direkt zusammenhängen durch Fäden, die sich einerseits am freien Ende der Zellen anheften, andererseits ohne Grenze in die Substanz der Membran übergehen. Außerdem sind noch andere Zellen am Aufbau der Limitans betheiligt: sie liegen zwischen den Retinazellen und sind dort leicht an ihren länglichen schlanken Kernen zu erkennen, die etwa in der Mitte zwischen der Grenzmembran und den runden großen Kernen der Retinazellen liegen

(Fig. 46 *limz*$_2$). Hier und da kann man bei den angewandten Färbungen selbst ihre dünnen Zellleiber deutlich erkennen, besonders wenn diese, wie es zuweilen der Fall ist, nicht genau parallel mit den Retinazellen verlaufen. Diese Zellen entsprechen ganz den von Grenacher bei *Pterotrachea coronata* nachgewiesenen Limitanszellen. Ihre Sekretfasern kann man ohne Schwierigkeit zwischen den Sockeln hindurch verfolgen zur Limitans, mit der sie verschmelzen. Von der Stelle, wo die beiden Gruppen von Retinazellen an einander stoßen, gehen regelmäßig Sekretfäden aus gegen die freien Enden der beiden Limitanshälften; auf Fig. 46 sind die Limitanszellen, die diese absondern, nicht getroffen. Diese intraretinalen Limitanszellen wird man mit den zuerst erwähnten (vielleicht als »präretinale« zu bezeichnenden) morphologisch gleichstellen und als echte Epithelzellen ansehen müssen; dass sie zuweilen nicht genau den Retinazellen parallel laufen, lässt sich wohl nicht gegen diese Ansicht geltend machen. Kalide (19) hält sie allerdings für bindegewebige Elemente, doch führt er keinen plausiblen Grund dafür an. Dagegen ist die Zusammensetzung einer epithelialen Retina aus Seh- und Sekretzellen eine so weit verbreitete Erscheinung, dass wir darin nur eine Stütze unserer Annahme sehen können.

Allerdings dringen bindegewebige Elemente zwischen die Epithelzellen der Retina ein. Während in allen übrigen Theilen der Augenwandung das Epithel gegen das Bindegewebe der Augenhülle durch eine Basalmembran scharf abgegrenzt ist, fehlt im Bereich der Retina eine solche scharfe Grenze: wir haben hier ein basalwärts offenes Epithel, wenn ich so sagen darf. Wie so oft bei Sinneszellen — ich brauche nur an die Faserzellen des Schneckenfühlers zu erinnern und auch bei der Cephalopodenretina werden wir Ähnliches finden — sind hier in der Retina die Zellen in das unterliegende Bindegewebe eingewachsen. So sind denn die basalen Theile der Retinazellen, etwa bis in die Gegend des Kernes, von einem feinen Netz von Bindegewebsfibrillen umsponnen, die sich bei gewissen Färbungen in meinen Präparaten tiefblau gegen die violetten Zellkörper der Retinazellen abhoben; hier und da bemerkt man in diesem Faserwerk einen Kern. Außerdem finde ich bei *Carinaria* jene feinen wahrscheinlich bindegewebigen Faserzüge, etwa in der Höhe der Kerne der intraretinalen Limitanszellen, welche der Grenzmembran nahezu parallel verlaufen und von Grenacher bei *Pterotrachea* als Cirkulärfasern bezeichnet wurden. Genaueres weiß ich nicht über sie anzugeben.

An ihrem nach außen gerichteten Ende hat die Retina ein etwas

verändertes Aussehen: zu den zwei Gruppen von Retinazellen kommen hier noch zwei weitere hinzu (Fig. 50). Die eine liegt dorsal von den beiden anderen, und ist in so fern anders als diese angeordnet, als die zugehörigen Sockel mit den plättchentragenden Enden schräg ventralwärts schauen (Fig. 50, *4*). Zwischen sie und die beiden ursprünglichen Gruppen von Retinazellen schaltet sich eine Bindegewebsmasse ein, die gegen den Augenraum zu von einem pigmentirten Epithel überzogen ist; wir können sie vielleicht mit der Masse des »Retinaspaltes« im *Pterotrachea*-Auge (GRENACHER) gleichstellen, wenn auch diese letztere nicht wallartig zwischen die durch sie getrennten Retinatheile vorspringt. — Außerdem tritt auf der dorsalen Seite der beiden ursprünglichen Gruppen von Retinazellen noch eine Reihe von Zellen auf (Fig. 50, *3*), die zu einer oder zweien auf Querschnitten durch die Retina erscheinen und in ihrem Aussehen von den übrigen Retinazellen etwas abweichen (Fig. 51 und 52). Die nach außen von der Grenzmembran gelegenen Zellkörper sind den übrigen gleich; dagegen ist der Fortsatz ins Innere des Auges etwa so beschaffen, wie die niedrigsten Sockel, nur dass er höher ist: er trägt auf seiner dorsalen Seite bis ganz an die Grenzmembran heran einen Saum von »Fädchen«, die dunkel gefärbt sind und an denen man stellenweise deutlich den Zusammenhang mit den im Fortsatz verlaufenden Fibrillen sieht. Auf Schnitten, die senkrecht zu der Schnittebene der Fig. 50 parallel den Pfeilen x und y geführt sind, trifft man Stellen, wo dieser Saum flächenhaft geschnitten ist (Fig. 52 rechts); dann sieht man nicht die Querschnitte einzelner Plättchen, sondern viele feine, neben einander liegende Punkte: jedes Fädchen hat einen punktförmigen Querschnitt, ist also ein Stiftchen, wie wir sie beim Auge der Planarien kennen lernten. An der Stelle wo die Stiftchen an den Zellfortsatz (Sockel) ansetzen, finden wir nicht wie bei den Plättchen der übrigen Retinazellen eine Reihe dunkler Punkte, auch verhalten sich die Stiftchen darin von jenen Plättchen verschieden, dass sie in ihrer ganzen Ausdehnung gleich dunkel gefärbt sind. Es kann nicht zweifelhaft sein, dass wir es hier mit lichtempfindlichen Zellen zu thun haben, da sie einmal in der Reihe der übrigen Retinazellen stehen und diesen in vielen Punkten ähnlich sind, und da sie in den Momenten, wo sie von diesen abweichen, nämlich in der Beschaffenheit des reizaufnehmenden Endapparates, volle Übereinstimmung zeigen mit anderen, sehr weit verbreiteten Sehzellen. Ja ihre Lage in der Reihe der übrigen Retinazellen ist wichtig für die Vergleichung derselben mit einfacheren

Bildungen. Ich will daher die Reihe dieser Sehzellen als dritte, die oben besprochene Gruppe als vierte Gruppe der Retinazellen bezeichnen. — Der dorsale Theil der Limitans setzt sich dorsal von der vierten Gruppe an und deckt diese, während die zweite Gruppe hier unbedeckt bleibt. Die intraretinalen Limitanszellen, welche zur Absonderung dieses Limitansabschnittes beitragen, liegen sowohl zwischen den Zellen der vierten, wie zwischen denen der zweiten Gruppe.

In dem äußeren Zipfel des Augenblasengrundes fallen zahlreiche zapfenförmige Erhebungen auf, die über die Grenze des Epithels in den Augenraum hineinragen. Sie finden sich regelmäßig zu beiden Seiten der Retina, am dichtesten in deren unmittelbarer Nachbarschaft, weiterhin spärlicher; Fig. 38 *nsz* zeigt, dass sie sich bis an den Rand des Fensters ausbreiten. Sie sind von wenig wechselnder Gestalt, an ihrem inneren Ende zumeist abgerundet, zuweilen auch ausgerandet; schneller und besser als jede Beschreibung verdeutlichen sie die Figg. 50 und 53. Ohne Weiteres ist zu erkennen, dass sie Fortsätze großer, zwischen den Epithelzellen stehender Zellen sind. Diese zeichnen sich durch die Größe und runde Gestalt der Kerne, durch deutliches Kernkörperchen und durch bedeutenden Umfang ihres Plasmaleibes aus; sie ähneln darin den Retinazellen. Stellenweise kann man erkennen, dass sie sich mit ihrem basalen Ende in eine Faser ausziehen. Der Fortsatz, der von ihrem freien Ende in das Augeninnere hineinragt und den ich Sockel nennen will, zeigt einen dunkelgefärbten Saum, und bei starker Vergrößerung lässt sich aufs deutlichste eine Zusammensetzung dieses Saumes aus feinen Stiftchen wahrnehmen (Fig. 53 *sti*). Der Sockel selbst zeigt einen fibrillären Bau derart, dass die feinen Fäserchen gegen den Stiftchensaum etwa senkrecht stehen und in den Zellkörper hineinstrahlen. Auch letzterer besitzt eine fibrilläre Streifung, die ihn der Länge nach durchzieht; nur auf einer dreieckigen Zone basal vom Kern fehlt diese Streifung, dort erscheint das Plasma körnig (Fig. 53 bei +): es scheinen also die Fibrillen geradezu den Kern zu umspannen und erst eine Strecke weit hinter demselben sich wieder zu einem einheitlichen Bündel zusammenzuschließen. Das Pigment der Wandung erscheint an den Stellen, wo diese Zellfortsätze liegen, spärlicher, streckenweise fehlt es ganz. Es dünkt mich, dass diese Zellen selbst ganz frei von Pigment sind, dass aber der »Hals« der Sockel verdünnt ist und sich die benachbarten pigmentirten Epithelzellen dicht an jenen anschmiegen, so dass nur eine schmale pigmentfreie Lücke

bleibt, die nur zuweilen auf Schnitten günstig getroffen wird, wie links in Fig. 53.

Diese Zellen halte ich für Sehzellen, ihre faserartige Verlängerung für den zugehörigen Nerven, den dunkel gefärbten Saum des Zellfortsatzes für einen Stiftchensaum in dem schon öfters gebrauchten Sinne, und die Fibrillen des Zellplasmas für Neurofibrillen, die mit den Stiftchen verbunden sind und in den Nerven eingehen. Die Ähnlichkeit im Verhalten der Stiftchen mit denen in den Augen der Planarien und anderer Würmer ist eine so auffällige, dass meine Deutung wohlbegründet erscheint, wenn man hinzunimmt, dass alle übrigen Momente in Bau und Lage der betreffenden Zellen geeignet sind, sie zu unterstützen. Vor Allem aber ist es wichtig, dass sie der dritten Gruppe der Retinazellen, die wir in dem äußeren Zipfel der Retina kennen lernten, außerordentlich ähnlich sind; sie weichen von ihnen hauptsächlich darin ab, dass die Form des Sockels eine andere ist und dass bei ihnen die Stiftchen auf der ganzen Oberfläche des Sockels stehen, während sie dort die ventrale Seite desselben freilassen. Ich bezeichne diese Zellen als Nebensehzellen.

Ähnliche Nebensehzellen finden sich noch an einer anderen Stelle im *Carinaria*-Auge mit größter Regelmäßigkeit: an jenem oben erwähnten Bezirk der ventralen Wandung, wo die Pigmenthaut durch eine Menge neben einander stehender kleiner Spalten siebartig durchbrochen aussieht. Diese Spalten erscheinen als sternförmige Lücken; die Oberfläche der Pigmentzellen ist hier keilförmig gestaltet, derart, dass die Keile nach einem Centrum konvergiren, wobei einmal dieses Centrum, dann aber auch noch schmale radiäre Streifen zwischen den Keilen frei von Pigment bleiben (Fig. 54). Diese Gestalt hatten die Lücken bei allen daraufhin untersuchten Exemplaren. Aufmerksame Beobachtung zeigt ferner noch einen etwas helleren, nach hinten gerichteten Streifen (Fig. 54 bei *) in der Pigmentwandung, auf dem das Pigment dünner ist als in der Umgebung. Längsschnitte durch das Auge, welche die ventrale Wandung in diesem Gebiet treffen, lassen erkennen, dass jeder von diesen Lücken eine Zelle entspricht, die den oben beschriebenen Nebensehzellen außerordentlich ähnlich ist (Fig. 55 *nsz*): sie ragen in das Innere der Augenblase hinein mit einem Fortsatz, der jedoch hier weniger zapfenartig, sondern flach kuchenförmig erscheint. Der Fortsatz trägt einen deutlichen Stiftchenbesatz, der sich, bei Färbung mit Eisen-Hämatoxylin nach Heidenhain, dunkel tingirt; ein ganz schmaler Verbindungsstrang durchsetzt die Pigmentlage und führt zu einem umfangreichen, den großen Kern

(*nszk*) enthaltenden Zellleib, der hier bei der geringen Höhe des Epithels eine Strecke weit intraepithelial zwischen den Basaltheilen der Epithelzellen nach hinten verläuft; der nach hinten gerichtete Streifen dünneren Pigments, der sich an die Pigmentlücke, wie geschildert, anschließt, entspricht offenbar der Lage des Zellleibes. Die hier zahlreich in der Basis des Epithels von vorn nach hinten verlaufenden Nervenfasern sind höchst wahrscheinlich die Nervenfortsätze solcher Nebensehzellen.

Ich würde auf diese Nebensehzellen in der ventralen Augenwand wohl kaum aufmerksam geworden sein, wenn ich nicht an entsprechend durchbrochenen Stellen der Augenwand bei den *Pterotracheen*, besonders bei *Pt. mutica*, solche Zellen in viel auffälligerer Entfaltung gefunden hätte (s. u.). Doch die Vergleichung mit diesen, sowie mit den der Retina benachbarten Nebensehzellen zeigt auf das unzweideutigste, dass sie den beiden gleich zu stellen sind.

Nebensehzellen von völlig der gleichen Beschaffenheit liegen auch vereinzelt in der dorsalen Wand des Auges, am unteren Rand des Fensters (Fig. 56 *nsz*); ich fand diese erst, als mir kein frisches Material mehr zur Untersuchung zu Gebote stand, und konnte daher nicht konstatiren, ob sich hier eben solche Lücken in der Pigmenthaut finden, wie in der ventralen Wand; ich halte das aber für sehr wahrscheinlich — nur sind diese Lücken nicht auffällig bei Betrachtung des ganzen Auges, da ihnen gegenüber nicht ein Fenster, sondern die undurchsichtige Pigmentwand liegt.

Das auf der Ventralseite gelegene Feld der Nebensehzellen liegt, wie ein Vergleich der Figuren 35 und 36 zeigt (vgl. auch *nsz* in Fig. 37), gerade dem dorsalen, pigmentlosen Fenster in der Augenwand gegenüber. Durch dieses erhalten die Sehzellen dort ihr Licht. Es ist wohl kaum zweifelhaft, dass bei der Abwesenheit aller optischen Hilfsapparate von einer Bildwahrnehmung durch diese Nebensehzellen nicht die Rede sein kann. Da die Carinarien wie die übrigen Heteropoden mit der Bauchseite nach oben schwimmen, so ist die ventrale Augenfläche der Meeresoberfläche zugekehrt; durch das nach unten gekehrte Fenster kann also nur das Licht eindringen, welches von den unter dem Thiere schwimmenden Objekten reflektirt wird, und so ist es wohl denkbar, dass die Bewegung von Beutethieren so den Carinarien zum Bewusstsein gebracht wird. Durch die engen Spalten in der ventralen Pigmentwandung dürfte wohl kaum so viel Licht eindringen, dass dadurch die Nebensehzelle unempfänglich wird für die Reize, welche die von unten her kommenden Strahlen bewirken.

Das Vorhandensein von lichtempfindlichen Zellen gegenüber dem Fenster der Augenwand giebt uns eine Erklärung für die Existenz dieses Fensters. Es kann wohl kaum zweifelhaft sein, dass das seitliche Eindringen von Licht in die Dunkelkammer des Auges beeinträchtigend wirkt auf die Helligkeit des Bildes, das die Linse auf dem Augenhintergrunde entwirft. Diesem Nachtheil gegenüber bietet das Fenster den Vortheil einer bedeutenden Vergrößerung des Sehfeldes. Dr. BEER, dem ich diesen Gesichtspunkt verdanke, nimmt Ähnliches an für den asphakischen Raum, den er an der Pupille der meisten Teleostier und einer Schlange nachweisen konnte (3a u. b).

Eine ähnliche Erklärung des Fensters ist schon von KALIDE (19) für *Pterotrachea* versucht, der dabei jedoch von der falschen Annahme ausging, die Costalzellen seien stäbchentragend, der fettglänzende »Tropfen über den innervirten Zellen sei der Überrest des Stäbchens, welches durch Chromsäurebehandlung gelitten hat«; die Fenster, die bei *Pterotrachea* dorsal und ventral liegen, betrachtet er demgemäß als »die Pellucidae für die Costae«.

Alle Nervenfasern des Auges, sowohl die von der Retina und den Nebensehzellen, wie auch die von den intraepithelialen Nervenzellen kommenden, laufen nach dem Hinterrand zusammen. Dort verlaufen sie, in reichlichem Bindegewebe hinziehend, gegen die Stelle, wo der Sehnerv abgeht, nahe der äußeren Kante; hier liegt dem Hinterrande ein kurzer, meist von Nervenfasern gebildeter Kiel an (Fig. 50), wie er bei anderen Heteropoden die ganze Länge des Hinterrandes einnimmt, und von diesem entspringt der Sehnerv, der zum Gehirn läuft.

B. Das Auge von Pterotrachea mutica.

Dieses Auge zeigt im Allgemeinen die gleichen äußeren Abschnitte wie das von *Carinaria*, weicht aber in seiner Form nicht unbedeutend von ihm ab. Bei seiner Beschreibung verwende ich die Ausdrücke vorn und hinten, dorsal und ventral genau so wie beim *Carinaria*-Auge, obgleich hier die breiten Flächen des Auges nicht so direkt dorsad und ventrad schauen, sondern vielmehr die eine schräg dorsad und nach außen, die andere schräg ventrad und nach innen. Betrachtet man das Auge von der breiten Fläche her (Figg. 57 und 58), so sieht man, dass die äußere Seitenkante etwa dreimal so lang ist als die innere, und gegen jene nahezu unter einem rechten Winkel geneigt ist; die hintere Kante geht in leicht geschwungenem, nach hinten konvexem Bogen von außen nach vorn und innen und biegt dort kurz um.

Die pigmentirte Wandung ist sowohl dorsal wie ventral von einem »Fenster« durchbrochen. Beide Fenster liegen dem Cornearande sehr nahe und sind von ihm nur durch einen schmalen Pigmentstreif getrennt. Das dorsale Fenster ist nahezu viereckig (Fig. 57), seine hintere Seite ist sanft nach hinten gebogen, nach innen geht ein schmaler Spalt in die Richtung auf das innere Ende der Hinterkante. Das ventrale Fenster ist etwa dreieckig, mit abgerundeten Ecken (Fig. 58). An der äußeren Kante stehen beide Fenster durch einen schmalen Spalt mit einander in Zusammenhang. Die dorsale Wand zeigt außerdem noch ein zweites, schmales und langgestrecktes Fenster; es liegt etwa in der Mitte zwischen dem Hinterrand des großen Fensters und der hinteren Grenze des Pigments, und verläuft, nahe der Außenkante beginnend, über die halbe Breite des Auges nach innen, wobei es mit der hinteren Grenzlinie des Pigmentes etwas konvergirt.

Außerdem sind in der dorsalen Wand hinter der spaltförmigen Bucht des großen Fensters zahlreiche kleine Lücken in der Pigmentirung vorhanden, die wie bei *Carinaria* dicht bei einander liegend die Wand siebartig durchbrechen (Fig. 57). Auf der ventralen Seite liegen ähnliche Lücken, aber in viel geringerer Zahl, nicht weit von der Außenkante nach hinten vom Fenster (Fig. 58).

Der Hinterkante des Auges sitzt eine kielförmige Nervenleiste der ganzen Länge nach auf; dieser Kiel nimmt von innen nach außen gegen den Abgang des Sehnerven hin stetig an Höhe zu. — Der Querschnitt des pigmentirten Theiles des Auges ist hinter der Linse rundlich und flacht sich nach hinten ab (Fig. 60).

Ich füge hier die Maße des Auges einer etwa 7 cm langen *Pterotrachea mutica* bei: die Länge der Augenachse betrug 1,46 mm, die größte Breite des Auges 1,48 mm, der Durchmesser der Linse 0,54 mm.

Gegenbaur bildet auf Taf. VII, Fig. 1 das Auge von *Pterotrachea friederici* ab, das demjenigen von *Pt. mutica* sehr ähnlich ist. Die kleinen Unterschiede in der äußeren Gestalt und im Umriss der großen Fenster sind wohl auf die Verschiedenheit der Arten zurückzuführen. Die kleinen Pigmentlücken giebt die Abbildung nicht wieder; doch bin ich überzeugt, dass sie auch bei jener Art vorhanden sind und von Gegenbaur übersehen wurden.

Das Auge liegt wie bei *Carinaria* in einem kapselartigen Raum, an dessen Wand es durch die Muskeln befestigt wird, die an dasselbe ansetzen. Ich habe bei dieser Form den Verlauf der Muskeln an Totalpräparaten genauer untersucht; doch mögen mir immerhin dabei einzelne Muskeln entgangen sein, die von den breiten Augenflächen nach der dorsalen oder ventralen Kapselwand abgehen; Schnittpräpa-

rate habe ich nicht zugezogen. Außerdem habe ich von den Muskeln bei *Carinaria* und *Pterotrachea coronata* in einer Anzahl Skizzen Notiz genommen, und werde sie hier vergleichsweise besprechen.

Der Muskelverlauf ist in Fig. 57 eingezeichnet, auf welche auch die hier in ( ) gesetzten römischen Zahlen weisen. Am auffälligsten ist ein großer Muskel, der am inneren Cornearande ansetzt, und sich verbreiternd nach innen verläuft, wo er in zahlreichen Einzelfäden in die Gallerte einstrahlt (I); an der Stelle, von wo diese Ausstrahlungen ausgehen, läuft ein Nerv zwischen letzteren hindurch, der vielleicht einige Fasern an den Muskel abgiebt, jedoch nahezu unvermindert auf der anderen Seite aus ihm heraustritt (Fig. 57 *n*). Leuckart hat diesen Muskel schon genau beschrieben; er bezeichnet ihn als Vorwärtszieher; auch Gegenbaur erwähnt ihn. Hensen dagegen hält das Gebilde für einen Nervenplexus. Ich kann mich dieser Deutung nicht anschließen: das Aussehen an frischen Präparaten ist genau das gleiche wie das der übrigen Muskeln. Außerdem kommt auch bei *Pterotrachea coronata* und *Carinaria* ein Muskel von gleichem Verlauf vor, der sich ebenfalls der ganzen Erscheinung nach nur als Muskel deuten lässt. Ein zweiter viel kleinerer Muskel setzt sich im vorderen Drittel der inneren Seitenkante an (II) und verläuft nach innen und vorn, ein dritter ebenfalls kleiner Muskel (III) inserirt an der Hinterkante nahe ihrem inneren Ende und verläuft nach vorn, letzterer ist von Leuckart als zweiter Vorwärtszieher beschrieben. Bei *Pterotrachea coronata* finde ich auch diese beiden Muskeln in nahezu entsprechender Lage, den ersteren nur etwa in der Mitte der Innenkante inserirend; da jedoch die Innenkante hier verhältnismäßig viel länger ist als bei *Pterotrachea mutica*, sind die drei beschriebenen Muskeln ziemlich weit aus einander gerückt. — Bei *Carinaria* fand ich an der äußeren Seite des Cornearandes, dem zuerst genannten Muskel gegenüber inserirend, zwei ansehnliche Muskeln, von denen der eine fächerartig ausstrahlend nach vorn, der zweite als kompaktes Bündel nach hinten verläuft und offenbar der Antagonist jenes anderen ist. Bei den Pterotracheen konnte ich nichts Entsprechendes nachweisen. — An der hinteren Kante des Auges heften sich eine Anzahl Muskeln an; der eine (IV) geht von der hinteren äußeren Ecke nach außen und vorn; er kommt in ähnlicher Weise den beiden anderen Arten zu; bei *Pterotrachea mutica* wird er mit (I) gleichsinnig eine Drehung des Auges bewirken. Ihm entgegengesetzt wirkt ein Muskel, der von der Mitte der Hinterkante nach innen geht (V). Außerdem setzen an die hintere Kante des Auges bei *Pterotrachea mutica* zwei (VI und VII), bei *Pterotrachea coronata* und *Carinaria* zahlreichere Muskeln an, die nach hinten verlaufen. Auf der dorsalen Fläche des Auges entspringt bei *Pterotrachea mutica* ein nach hinten gerichteter Muskel, ein Rückwärtszieher, etwas hinter dem schmalen, hinteren Fenster (VIII); ein entsprechender Muskel ist bei *Pterotrachea coronata* vorhanden, und wird von Grenacher erwähnt und abgebildet. Dass meine Aufzählung nicht vollständig ist, erscheint mir desshalb wahrscheinlich, weil ich für den Einwärtszieher I einen entsprechend starken Antagonisten vermisse; es könnten allerdings III, V und VIII zusammen als solche wirken, indem sie eine Drehung des Auges hervorrufen, bei der das Vorderende nach außen rückt. Durch das mannigfach kombinirbare Zusammenwirken dieser Muskeln kann das Auge in ausgiebiger Weise bewegt werden; näher auf die Wirkung der einzelnen Muskeln einzugehen lohnt jedoch kaum die Mühe.

Im Allgemeinen ist dies Auge völlig so gebaut, wie das von *Carinaria*. Dabei ergeben sich aber in den Einzelheiten mannigfache Abweichungen.

Die Cornea legt sich der Linse an (Fig. 59), so dass kein prälenticularer Raum bleibt. In ihrem Bau verhalten sich Cornea, Linse und »Glaskörper« völlig so, wie bei *Carinaria*.

Die Dickenverhältnisse der Augenwandung sind hier etwas andere (Fig. 59). Die Pigmenthaut ist da, wo sie an die Cornea ansetzt, dünn, ihr Epithel niedrig. Nach hinten zu wächst die Höhe des Epithels im Gebiete der Fenster. Hinter den letzteren steigt dieselbe ziemlich unvermittelt um ein Beträchtliches, ohne dass die Augenhülle sich entsprechend verdickte, und nimmt auf der ventralen Seite noch allmählich zu bis zum Rande der Retina, während sie dorsal lange gleich bleibt und erst kurz vor der Retina plötzlich zunimmt.

Überall finden wir zwischen den basalen Theilen der Epithelzellen intraepitheliale Nervenzellen gelegen, wie wir sie schon von *Carinaria* kennen lernten. Auch hier sind sie von zweierlei Art: kleine birnförmige Zellen mit nur einem Fortsatz, dem Nervenfortsatz, der direkt oder mit geringen Umwegen zum Kiel verläuft; und daneben in geringerer Menge größere multipolare Zellen. Durch Behandlung des überlebenden Auges mit Methylenblau lassen sich diese Nervenzellen sehr leicht darstellen (Fig. 61 und 62). Besonders die unipolaren kleinen Zellen imprägniren sich leicht; man sieht an einem solchen Präparat eine Menge solcher Zellen; ich hatte Präparate, wo sie noch dichter lagen als in den Figuren wiedergegeben ist. Sicher aber ist hier nur ein Theil dieser Zellen gefärbt; auf Schnitten sieht man ihre Kerne in der Basis des Epithels oft dicht neben einander liegen (Fig. 65 nz_1). Die multipolaren Zellen scheinen spärlicher zu sein und färben sich schwerer; häufig ist ihre Imprägnirung mit Farbstoff matt und unzulänglich, die Nervenfortsätze sind oft nicht gefärbt, ihre anderen Fortsätze fast stets undeutlich und verschwimmend. Fig. 62 zeigt, wie weit diese Zellen bis gegen die Cornea hinaufgehen. Ich habe in den Figuren nur Theile der Fenster mit solchen Zellen abgebildet, weil sie sich auf dem hellen Grunde am besten abheben; aber auch in den pigmentirten Theilen bis herunter zur hinteren Pigmentgrenze sind die unipolaren Zellen sehr zahlreich. Die multipolaren Zellen habe ich an Methylenblaupräparaten hauptsächlich in der vorderen Hälfte des dorsalen Fensters gefunden.

Der Boden der Augenhöhlung erscheint da, wo die Retina liegt, plötzlich verengert durch die Verdickung der dorsalen und ventralen

Wandung. Es entsteht dadurch eine rinnen- oder grubenartige Vertiefung, welche die Retina enthält. Diese ist in ihren Grundzügen eben so gebaut wie bei *Carinaria*: die Sehzellen tragen Sockel, die über die Grenzmembran hinaus in den Augenraum hineinragen, und jeder Sockel trägt am Ende einen Satz von Plättchen. Doch ist die Zahl der Sehzellen hier zahlreicher. Wie dort sind sie zu Gruppen angeordnet, deren Sockel je eine langgestreckte Leiste von dreieckigem Querschnitt bilden. Die einzelnen Zellen sind wiederum in Reihen senkrecht zur Längsrichtung der Leiste gestellt, so dass die Plättchensätze über einander stehen in Streifen, die der Sehachse parallel laufen (entsprechend GRENACHER's »Stäbchen«). In diesen Streifen sind die einzelnen Plättchensätze oft ziemlich eng verbunden, so dass sie ihren Zusammenhang auch dann bewahren, wenn sie von ihren Sockeln losreißen. Die Zahl der Sockelgruppen ist fünf; vier stehen ventral und ihre Plättchensätze sind dorsal gerichtet, die eine dorsale Gruppe dagegen kehrt dieselben nach der Ventralseite; zwischen der ventralen und der dorsalen Gruppe ist eine Lücke, in der das Augenwandepithel nicht zu Sehzellen umgewandelt ist: sie entspricht dem Retinaspalt GRENACHER's im Auge von *Pterotrachea coronata*.

Die hinteren (äußeren) Enden der Sehzellen ziehen sich in Nervenfasern aus, ein Verhalten, das hier deutlicher zu erkennen ist als bei *Carinaria*. Die Zelle verjüngt sich an ihrem Ende und geht ohne Bildung seitlicher Wurzelausläufer in den Nervenfortsatz über.

Zwischen den Sehzellen stehen Zellen mit mehr länglichem, dunkel färbbaren Kern, die wie bei *Carinaria* als Sekretzellen aufzufassen sind und zusammen mit den der Retina zunächst benachbarten Zellen der Augenwand die Deckmembran der Retina abscheiden; sie finden sich vor Allem zwischen den einzelnen Gruppen von Retinazellen, am zahlreichsten zwischen der vierten und fünften Gruppe, von der ventralen zur dorsalen Seite gezählt, in dem »Retinaspalt«. Die Membrana limitans ist hier eine zusammenhängende, einheitliche Haut von wechselnder Dicke im Querschnitt, ganz wie es GRENACHER von *Pterotrachea coronata* beschrieben hat.

Die kleinen Pigmentlücken in der Augenwandung verlangen auch hier unsere besondere Aufmerksamkeit. Sie sind von sternförmiger Gestalt und gehen da, wo sie dicht stehen, wie auf der dorsalen Seite, nicht selten mit ihren Strahlen in einander über, so dass auf Flächenansichten zwischen den drei derartig kommunicirenden Lücken nur eine einzige Pigmentzelle zu stehen scheint (Fig. 63); Schnitte

belehren uns jedoch, dass die einzelnen pigmentirten Zellen viel schmäler sind und dass es offenbar ein Bündel von Pigmentzellen ist, deren verschmälerte Basaltheile dicht an einander rücken und dadurch weite Intercellularräume im basalen Theil des Epithels schaffen (Fig. 65). Wo die Lücken weniger dicht stehen ist es auffällig, dass in den sie zunächst umgebenden Pigmentzellen der Farbstoff dichter angehäuft ist als in der weiteren Umgebung (Fig. 64). Der Raum jeder Lücke wird eingenommen durch eine flaschenförmige Zelle, die von Pigment frei ist (Fig. 65 *nszk*); sie ragt mit einem verschmälerten Hals zwischen die freien Enden der Pigmentzellen; ihr tiefer gelegener verdickter Theil liegt in den basalen Intercellularräumen; er enthält den großen runden Kern mit deutlichem Kernkörperchen, und zieht sich mit seinem basalen Ende in eine Nervenfaser aus, die in der Basis des Epithels gegen die Hinterkante des Auges läuft. Das freie Ende dieser Zellen trägt ein dickes Bündel feiner Stiftchen, die in den Augenraum hineinragen; sie sitzen der Zelle direkt auf, ohne dass ein Sockel vorhanden ist. In meinen Präparaten sind sie von einem schmalen hellen Raum umgeben, der nicht vom Emplem eingenommen wird; an die pigmentirten Nachbarzellen setzt sich dagegen die Substanz des Emplems direkt an. — Flimmerzellen können wir hier, innerhalb der zähen Masse des Glaskörpers, kaum vor uns haben; ihr Übergang in eine Nervenfaser erweist sie überdies als Sinneszellen. Das Princip ihres Baues ist völlig das gleiche wie bei den Nebensehzellen von *Carinaria*: große Zellen mit Stiftchensaum und Nervenfortsatz; ich sehe sie daher auch hier für Sehzellen an und nenne sie wie dort Nebensehzellen. Über ihre Zahl und die Dichtigkeit ihrer Anordnung kann man sich nach den Abbildungen der kleinen Pigmentlücken (Fig. 57) eine Vorstellung machen; auch auf dem Längs- und Querschnitt durch das Auge (Figg. 59 und 60 *nsz*) sind sie dargestellt. An der ventralen Wandung konnte ich sie ebenfalls auf Schnitten nachweisen, wenn sie auch dort viel spärlicher sind, wie ja schon aus der geringen Zahl der Pigmentlücken hervorgeht.

Die Nervenfasern aus allen Theilen des Auges, von der Retina, den Nebensehzellen und den intraepithelialen Nervenzellen, laufen an der Hinterkante des Auges in dem Kiel zusammen; dieser sitzt dem dorsalen Rande der Hinterkante auf. Dort ziehen sie gegen die Abgangsstelle des Sehnerven hin. Auf dem Querschnitt durch den Kiel sieht man, dass die Fasern hier nicht in einem einheitlichen Bündel verlaufen, sondern in mehreren parallelen Linien angeordnet sind, die

ihrerseits wieder hakenförmig sich einbiegen; besser als eine Beschreibung zeigt dies Fig. 59. Ob die Fasern verschiedener Herkunft durch diese Anordnung von einander gesondert sind, weiß ich nicht zu sagen.

C. Das Auge von Pterotrachea coronata.

Dieses Auge ist von Grenacher vorzüglich beschrieben und durch ausgezeichnete Abbildungen erläutert worden. Da jedoch dieser Forscher nur konservirtes Material zur Bearbeitung hatte, so konnte er Manches nur unvollkommen erkennen, Anderes musste ihm ganz verborgen bleiben. Daher ist es wohl nicht überflüssig, hier nochmals auf dasselbe einzugehen.

Die äußerlichen Abschnitte des Auges sind im Allgemeinen wie bei den bisher beschriebenen Formen: Corneatheil, Mittelstück und Boden des Auges (Figg. 66 und 67). Im Besonderen zeigt die äußere Gestalt viel Ähnlichkeit mit der des Auges von *Pterotrachea mutica*. Der Corneatheil ist sehr groß, so dass die Linse mehr als bei den anderen Arten von außen sichtbar ist. Am Mittelstück sind die beiden Seitenkanten, im Gegensatz zu *Pterotrachea mutica*, nahezu parallel, und die äußere übertrifft die innere nur wenig an Länge.

Die pigmentirten Wandungen sind sowohl auf der dorsalen wie auf der ventralen Seite von einem Fenster durchbrochen, wie bei *Pterotrachea mutica;* auch ist das dorsale Fenster mehr viereckig, das ventrale mehr dreieckig, wenn auch nicht so ausgesprochen wie dort, und die Fenster hängen am äußeren Rande zusammen, hier durch eine breite Kommunikation; bei beiden ist die innere Ecke spitz ausgezogen. Das dorsale Fenster wird durch einen dunklen Pigmentstreifen (Stria opaca Hensen's) in einen größeren vorderen und einen kleineren hinteren Theil gesondert; der Pigmentstreifen greift ein Stück weit auf das ventrale Fenster über. Die Beschaffenheit dieser Fenster haben sowohl Hensen wie Grenacher genau beschrieben und abgebildet. Dagegen ist Beiden ein schmales, langgestrecktes Fenster entgangen, das auf Dorsalseite parallel dem Hinterrande des großen Fensters, etwa in der Mitte zwischen diesem und der hinteren Grenze des Pigments, quer über das ganze Mittelstück läuft und nach innen sich verschmälert; es entspricht dem kleinen dorsalen Fenster bei *Pterotrachea mutica*.

Wie bei *mutica* finden wir auch hier außer den Fenstern noch kleinere Pigmentlücken, die jedoch nicht punkt- oder sternförmig, sondern in Gestalt zahlreicher schmaler Streifen auftreten. In ihrer

Vertheilung aber finden wir wieder Ähnlichkeit mit *Pterotrachea mutica.* Am dichtesten liegen sie auf der dorsalen Seite des Auges, dicht hinter dem großen Fenster, vom Innenrand bis über die Mitte der Dorsalfläche hinaus. Sie verlaufen hier parallel zu einander, etwas schräg zur Längsachse des Auges gerichtet, und stehen so dicht, dass sie oft nur durch eine Reihe pigmentirter Zellen von einander getrennt sind (Figg. 66 und 78); nach außen und innen nehmen sie an Länge ab. Ganz ähnlich gestaltete Pigmentlücken begleiten den inneren Rand des großen Fensters auf der Dorsalseite; sie sind aber kürzer als die vorigen und stehen weniger dicht. Schließlich finden sich auch auf der Ventralseite des Auges solche Pigmentlücken, am Hinterrande des Fensters, wo sie vom äußeren Rande über drei Viertel des Auges hinweglaufen; die äußeren verlaufen etwa parallel der Augenachse, die innersten senkrecht zu ihr, dazwischen liegen einige in Übergangsrichtungen; sie stehen wenig dicht, von viel Pigment getrennt; wie bei den Lücken auf der Ventralseite von *Pterotrachea mutica* sind sie von Pigmentzellen umgeben, die dunkler gefärbt sind als ihre Nachbarschaft (Figg. 67, 76 und 77).

Die hintere Kante des Auges verläuft in einem nach hinten konvexen Bogen; ihrer ganzen Ausdehnung nach trägt sie einen Kiel, aus welchem am Ende des äußeren Drittels der Sehnerv seinen Ursprung nimmt; gegen diese Stelle hin nimmt die Höhe des Kiels von beiden Seiten her beträchtlich zu.

Hier seien noch einige Angaben über die Größe des Auges eingefügt. Bei Individuen von 19 cm Länge war das Auge 3 mm lang, bei solchen von 23 cm etwa 3,3 mm, bei solchen von 26—29 cm maß ich 4 mm Augenlänge; so große Augen, wie sie LEUCKART sah, von $2^1/_2'''$ = 5,64 mm Länge, fand ich eben so wenig wie GRENACHER. An einem Auge von 4 mm Länge hatte die Linse einen Durchmesser von 1,9 mm; die größte Breite (am Hinterrande) betrug 2,8 mm.

Über Cornea, Linse und »Glaskörper« habe ich nichts Besonderes zu sagen; sie weichen von denen bei *Carinaria* und *Pterotrachea mutica* in nichts Wesentlichem ab.

Die Augenwandung hat eine sehr wechselnde Dicke, wie schon HENSEN angegeben hat. In GRENACHER's schönen Abbildungen kommt das deutlich zum Ausdruck; ich habe es trotzdem für angebracht gehalten, ein Bild von einem Längsschnitt durch das Auge zu geben, da auf GRENACHER's Figuren Linse und Cornea nicht mit dargestellt sind. Besonders an den Hinterrändern des dorsalen und ventralen Fensters und am vorderen Rande des Pigmentstreifens (Stria opaca), der die Fenster durchsetzt, ist eine plötzliche Verdickung der Augen-

wand auffällig; man kann das schon an der Totalansicht des Auges erkennen, indem hier die Pigmentlage, welche die innerste Fläche des Epithels einnimmt, sich von dem äußeren Kontour weiter entfernt als an anderen Stellen (Figg. 66 und 67). Vielleicht dienen diese Vorsprünge als Blendungen, die verhindern sollen, dass seitlich durch die Fenster einfallende Strahlen zur Retina gelangen. Darin haben wir wohl auch den Grund für das Vorhandensein der Stria opaca zu suchen: das dorsale Fenster reicht so weit nach vorn, dass Strahlen, die dicht am Vorderrand des Fensters vorbei über die Verdickung an seinem Hinterrand hinweg leicht zur Retina gelangen könnten, nicht aber über die Verdickung am Pigmentstreifen. Ich habe in dem Schema Fig. 68 durch die Linien xy, rs und uv die Richtung derjenigen Strahlen angedeutet, welche am nächsten an die Retina herankommen; keiner davon würde danach die lichtrecipirenden Enden der Retinazellen treffen; es ist aber leicht ersichtlich, dass sie ohne die Anwesenheit der besprochenen Wandverdickungen sehr wohl dorthin gelangen würden. Das durch die von der Linse ausgehenden Strahlen auf der Retina entworfene Bild müsste dadurch außerordentlich in seiner Deutlichkeit beeinträchtigt werden; so dagegen fallen diese Strahlen auf die pigmentirte Augenwand und werden dort resorbirt.

Bei keinem Heteropodenauge habe ich in der Basis des Epithels so viele eingelagerte Zellen gefunden wie bei dem von *Pterotrachea coronata*. Fig. 79 nz_1 zeigt, wie außerordentlich dicht sie hier liegen. Ein Theil derselben ist schon durch GRENACHER bekannt geworden: er nennt sie Costalzellen, von der Stelle, wo sie liegen, der Costa HENSEN's. Es sind große Zellen, die sich auf der ventralen Seite in dem an die Retina anschließenden Theile der Augenwandung finden (Fig. 68 *ncz*); sie ziehen sich mit ihrem basalen Theile in einen Fortsatz aus, der gegen den Hinterrand verläuft; ihr gegen die Oberfläche des Epithels gerichteter Theil — der jedoch dieselbe nirgends erreicht, sondern stets durch die pigmentirten freien Enden der Epithelzellen überdeckt wird, trotz der gegentheiligen Angabe KALIDE's — erscheint homogen durch »eine größere, rundliche, tropfenartige .... Sekretmasse« (GRENACHER), die er eingeschlossen enthält. An Hämalaunpräparaten, wo das Zellplasma einen dunkleren Ton annimmt als die »Sekretmasse«, lässt sich erkennen, dass sich eine dünne Schicht granulirten Plasmas über diese herüberwölbt, dass sie also innerhalb der Zelle liegt. Bei *Pterotrachea mutica* habe ich ihres Gleichen nicht gefunden.

Mit Hilfe der Methylenblaufärbung kann man andere Zellen von

intraepithelialer Lage in der Augenwandung darstellen (Fig. 70); sie entsprechen völlig den multipolaren Nervenzellen, die wir schon bei *Pterotrachea mutica* kennen lernten; nur färben sie sich hier in größerer Anzahl als dort. Ihre gegen die Hinterkante verlaufenden Fortsätze sind stets scharf und deutlich gefärbt, weniger die übrigen Fortsätze, welche mehr verschwimmen. Ich konnte solche Zellen nur auf der Dorsalseite gefärbt erhalten.

Schließlich finden wir auch kleinere unipolare Nervenzellen; Grenacher hat sie schon in der dorsalen »Costa«, der der Retina benachbarten Augenwand, nachgewiesen und mit unter dem Namen Costalzellen einbegriffen. Sie unterscheiden sich aber von den oben beschriebenen durch das Fehlen des »Sekrettropfens«; desshalb möchte ich für sie von dieser Bezeichnung absehen und sie einfach unipolare Nervenzellen nennen. Mit Methylenblau erhielt ich hier keine Färbung dieser Zellen. Zu ihnen sind wohl auch diejenigen zu stellen, die man hinter der Retina am Ansatz des Kiels findet und die ich auf Fig. 75 (nz_1) dargestellt habe. Sie lassen sich mit denen vergleichen, die bei *Carinaria* an der dorsalen Seite des Hinterrandes im Bindegewebe liegen (Fig. 43).

Was die Funktion all dieser intraepithelialen Nervenzellen angeht, so bin ich, wie ich schon früher sagte, über die uni- und multipolaren Zellen vollkommen im Unklaren. Für die Costalzellen möchte ich eine Vermuthung aufstellen: Wir kennen jetzt bei einer Reihe von Thieren Nervenzellen, die wir mit größerer oder geringerer Wahrscheinlichkeit als Organe des optischen Sinnes, als Sehzellen auffassen, welche alle die gemeinsame Eigenschaft haben, dass ihr Plasma eine mit sekretartiger homogener Substanz gefüllte Vacuole enthält: es sind die Sehzellen der Hirudineen, die Sehzellen der Lumbriciden (15, I), und die Retinazellen im Auge der Salpen, in welch letzteren Göppert (9) ein derartiges Gebilde entdeckt und als Phäosphäre bezeichnet hat. Ihre Lage außerhalb der Pigmentzone der Augenwand würde nicht dagegen sprechen. Sie können zwar nicht von Strahlen getroffen werden, die durch die Linse ins Auge fallen; aber wahrscheinlich empfangen ja auch die Nebensehzellen im Inneren des Auges ihr Licht nicht von der Linse her, sondern durch die Fenster in der Pigmenthaut. Der Körper des Thieres ist so durchsichtig, dass er dem Zutritt von Licht sicher nicht hinderlich ist. Schließlich ist für Sinneszellen, die am Auge angebracht sind, die optische Funktion von vorn herein die wahrscheinlichste. Es ist das nur eine Vermuthung, die ich bei Weitem nicht mit der Zuversicht

vorbringe, wie die Annahme einer optischen Funktion für die Nebensehzellen, die mir höchst wahrscheinlich ist.

Mit Hilfe der Methylenblaumethode kann man in der Augenwandung langgestreckte, an den Enden verästelte Zellen mit schlankem Kern nachweisen, die nichts Anderes sein können als Muskelzellen (Fig. 71). Ich habe sie sowohl im Gebiete des dorsalen, wie des ventralen Fensters gesehen, zu dreien oder mehreren neben einander; ihre Richtung ist senkrecht zur Längsachse des Auges. Auf Schnitten konnte ich sie nicht nachweisen. Ihre Funktion kann wohl nur die sein, die Gestalt des Auges in bestimmter Weise zu verändern. — Hier muss ich auch auf gewisse nicht unansehnliche Muskelzüge zu sprechen kommen, die ich an dem äußeren Rande des Auges und in seiner Nachbarschaft auf der Dorsal- und Ventralseite in der Augenhülle finde; sie setzen am Rande der Cornea an und erstrecken sich in der Längsrichtung des Auges bis an den vorderen Rand der Fenster. Ich habe sie in dem Schema Fig. 68 eingezeichnet (*m*), obgleich sie auf einem genau medianen Schnitte nicht mehr getroffen werden. Ihre Kontraktion könnte den Erfolg haben, die Linse der Retina zu nähern — aber doch wohl nur wenig; ob man an eine solche accommodative Verschiebung der Linse denken darf? Am Innenrande habe ich keine ähnlichen Muskeln finden können.

Die Retina ist derjenigen von *Pterotrachea mutica* sehr ähnlich gebaut; nur ist hier eine Gruppe von Retinazellen mehr vorhanden: wir haben vier ventrale und zwei dorsale Gruppen, getrennt durch den »Retinaspalt«, gegen den ihre Plättchen gerichtet sind. Ich habe mir ersparen können, eine Abbildung der Retina zu geben; Grenacher's Figuren machen das überflüssig. — Bis an die Plättchen sieht man, beim Aufblick von der Linse her (Fig. 72), die Fibrillen herantreten, die sich aus der Retinazelle in den Sockel hinein im Zusammenhange verfolgen lassen; an der Stelle, wo die Plättchen an den Sockel ansetzen, erscheint dieser dunkler gefärbt. Auf einem Querschnitt durch die Retina sieht man am Ansatz der Plättchen Punktreihen wie bei *Carinaria*. Die Plättchen liegen über einander und die zum gleichen Sockel gehörigen sind stellenweise in der Richtung von vorn nach hinten mit einander verwachsen, wie ein Schnitt zeigt, der parallel der Ebene, in der die Plättchen stehen, geführt ist (Fig. 73); sie haben an diesen Stellen ein homogenes, gelbliches Aussehen, so dass eine Verwechslung mit den Enden der Sockel ausgeschlossen ist; sicher aber tritt diese Verwachsung nicht in der ganzen Ausdehnung der Plättchen, sondern nur an deren

Basis ein; wenigstens wäre sie mir sonst auch an Querschnitten aufgefallen.

In Betreff des Überganges der Retinazellen in die Nervenfaser muss ich mich ganz Grenacher's Darstellung anschließen: von jeder Zelle tritt eine Nervenfaser ab, dort wo die Zelle die wurzelartigen Ausläufer abgiebt. »Für eine mögliche Fortsetzung der Nervenfaser durch das Innere der Retinazelle nach Analogie des Verhaltens bei den Cephalopoden konnten vorläufig keine Anhaltspunkte gefunden werden«, sagt Grenacher. Ich glaube durch andere Deutung der vorliegenden Verhältnisse eine solche Analogie wohl finden zu können: in die Nervenfaser sehe ich aus der Retinazelle zahlreiche feine Fibrillen umbiegen; nun lassen sich Fibrillen aus dem Körper der Zelle in den Sockel verfolgen und laufen dort bis an den Ansatz der Plättchen: wir haben hier, wie ich annehme, zahlreiche Neurofibrillen in der Retinazelle, nicht bloß eine solche, wie bei den Cephalopoden.

In der Retina verlaufen zwischen den Zellen auffallende Faserzüge parallel der Grenzmembran, die Grenacher als Cirkulärfasern erwähnt und auf seinen Zeichnungen wiedergiebt. An Präparaten, die mit Hämalaun behandelt sind, bekam ich diese Gebilde lebhaft blau gefärbt und konnte sie daher in ihrem Verlaufe und Zusammenhang deutlich verfolgen (Fig. 75). Sie gehen aus dem Gewebe hervor, das den »Retinaspalt« Grenacher's zwischen der vierten und fünften Gruppe von Retinazellen zusammensetzt, und gehören zu Zellen bindegewebiger Natur, deren längliche Kerne im Retinaspalt liegen. Ganz ähnliches Bindegewebe füllt in dem Kiel die Zwischenräume zwischen den Nervenbündeln aus: es ist zusammengesetzt aus feinen, zum Theil varicösen Fäserchen und enthält von Stelle zu Stelle Kerne; Fig. 74 zeigt eine solche Stelle bei stärkerer Vergrößerung.

Die kleinen Pigmentlücken in der Augenwand entstehen auch hier dadurch, dass sich zwischen die Pigmentzellen pigmentlose Zellen von anderer Beschaffenheit einschieben (Fig. 79). Diese stehen hier in Reihen dicht neben einander und bewirken so die streifenförmige Beschaffenheit der Pigmentlücken. Der breite Plasmakörper dieser säulenförmigen Zellen wird gegen ihr freies Ende hin etwas eingeschnürt, um sich dann wieder zu verbreitern; ihr Kern ist groß, oval, und liegt in ihrem basalen breiteren Theil; ihr Plasma erscheint feinfaserig. Sie durchsetzen nicht ganz die Dicke der Wandung, wie mir das für die pigmentirten Zellen wahrscheinlich ist, wenn ich es

auch nicht genau verfolgen konnte. An dem verbreiterten Ende, mit dem diese pigmentlosen Zellen gegen das Augeninnere sehen, bemerkt man einen ganz schmalen Saum kleiner Stiftchen (*sti*). Ich vergleiche aus naheliegenden Gründen diese Zellen mit denen, die bei *Carinaria* und *Pterotrachea mutica* in den Pigmentlücken liegen, und nehme sie desshalb als Nebensehzellen in Anspruch. In ihrer Lage und sonstigen Beschaffenheit sind sie denjenigen von *Carinaria* und *Pterotrachea mutica* sehr ähnlich, und wenn auch ihre stiftchentragenden Enden von denen bei *Pterotrachea mutica* recht abweichen, so haben wir in den Nebensehzellen von *Carinaria*, welche schmälere Stiftchensäume tragen, eine Überleitung. Freilich konnte ich einen Nervenfortsatz an ihnen im Gewirr der Gewebselemente, die ein solcher Querschnitt durch die Augenwand bietet, nicht unterscheiden. Die Schwierigkeiten werden dadurch noch größer, dass in meinen Präparaten durch die Einwirkung des Formols merkwürdigerweise das Pigment theilweise gelöst und damit die Nachbarschaft der pigmentirten Theile imprägnirt ist; auf Längsschnitten, welche die Nervenfortsätze der Nebensehzellen zeigen müssten, sind diese selbst dadurch außerordentlich schwer auffindbar. Ich würde ohne die Untersuchung verwandter Arten, bei denen diese Verhältnisse viel leichter zu erkennen sind, wohl kaum zu dieser Deutung der fraglichen Zellen gelangt sein.

D. Das Auge von Oxygyrus keraudreinii.

Die äußere Gestaltung ist bei diesem Auge weit einfacher als bei den vorigen (Fig. 80). Wir können zwar wieder dieselben drei Haupttheile unterscheiden wie bei allen anderen Heteropoden-Augen: Corneatheil, Mittelstück und Boden; aber die Pigmenthaut des Mittelstücks ist völlig zusammenhängend und nicht von pigmentlosen Fenstern und Lücken durchsetzt. Das Gleiche berichtet Gegenbaur (8) von dem Auge von *Atalanta*. Der Corneatheil wird gebildet durch eine halbkugelige Wölbung, ist also im Verhältnis weniger umfangreich als bei den bisherigen Arten. Daran schließt sich das Mittelstück, das sich von vorn nach hinten stark verbreitert; seine Seitenkanten sind etwa gleich lang. Die hintere Augenkante ist nach hinten konvex. Das Auge verflacht sich, wie bei den anderen Arten, gegen den Hinterrand. Auf meinen Skizzen nach frischen, durch Zupfen isolirten Augen finde ich keinen prälenticularen Raum angegeben; als ich später auf Schnitten (Fig. 81) einen deutlichen Anhalt fand, dass ein solcher vorhanden sein müsse, konnte ich kein frisches Material mehr

zur Nachuntersuchung bekommen. In dieser Beziehung habe ich die Fig. 80 nachträglich korrigirt.

Den Nervenkiel kann man bei der Betrachtung des unverletzten Auges von der ventralen Seite nicht sehen; er ist ganz auf die dorsale Fläche hinübergerückt, gegen die er schon bei den *Pterotrachea*-Arten hinneigt; von ihm geht außen der kurze Sehnerv ab, der in das Ganglion opticum eintritt (Fig. 82), das seinerseits mit dem Gehirn in Verbindung steht.

Ich gebe hier einige Maße: Bei einem Individuum von 18—20 mm Länge hatte das Auge, unter geringem Druck gemessen, von der Vorderfläche der Linse bis zur hinteren Pigmentgrenze eine Länge von 1,142 mm, was eine ganz ungewöhnliche relative Größe bedeutet (im selben Verhältnis gerechnet müsste das Menschenauge einen Durchmesser von 10 cm haben). Der Durchmesser der Linse in diesem Auge beträgt 0,57 mm, also die Hälfte der Längsachse des Auges!

Die große Linse zeigt einen deutlich koncentrischen Aufbau, der besonders dadurch auffällig wird, dass ein kleiner innerer Kern sich in seiner Färbung gegen die übrige Linsenmasse abhebt. Bei Behandlung der Schnitte mit Orange G und Hämalaun zeigt die äußerste Schicht der Linse eine blaue Farbe, die in das Orangegelb der übrigen Linse allmählich übergeht: vielleicht ist dieser Farbunterschied auf die größere Weichheit der äußersten Lagen zurückzuführen.

Das Corneaepithel (Fig. 81) besteht aus niedrigen Zellen, die fast in der ganzen Ausdehnung desselben gleiche Höhe haben. Nur am Hinterrande der Cornea nehmen sie etwas an Höhe zu, und zwar dorsal früher als ventral. Zwischen Cornea und Linse bemerkt man auf Schnittpräparaten eine mit Hämalaun schwach blau gefärbte homogene Masse, die gegen die Linse zu scharf begrenzt erscheint. Zwischen ihr und der Linse liegt ein Spaltraum, der nur durch Schrumpfung eingetreten sein kann; er bietet gewissermaßen eine Gewähr dafür, dass jene Masse gleich beim Anfang der Konservirung aus einer serösen Flüssigkeit niedergeschlagen und nicht erst ein später gebildetes Gerinnsel ist, dass also zwischen Linse und Cornea wahrscheinlich auch beim lebenden Auge ein Raum liegt, der mit eiweißhaltiger Flüssigkeit angefüllt ist. Dass die letztere in ihrer Beschaffenheit von der den »Glaskörper« zusammensetzenden Masse mindestens der Dichtigkeit nach verschieden ist, zeigt das mikroskopische Bild zur Genüge.

Wo die Cornea an das Mittelstück ansetzt, finde ich dorsal wie ventral eine Falte. Diese könnte sehr wohl durch Schrumpfung des Augeninhaltes entstanden sein; aber es ist auf der Dorsalseite gerade

der dickere, resistentere Theil der Cornea gefaltet — das könnte gegen solche Annahme sprechen. Dazu kommt, dass ich an dem Gipfel der Falte (Fig. 81 links) einen kleinen Muskel ansetzen sehe, und dass die unter der Cornea gelegene Niederschlagsschicht die Faltung nicht mitmacht. Desshalb kann man wohl annehmen, dass die Falte auch beim lebenden Thiere besteht.

Die pigmentirte Augenwand ist überall von gleicher Dicke und besteht aus Cylinderzellen, deren basale Enden von der dünnen Augenhülle überzogen werden; die freien Enden enthalten das Pigment, aber nicht an allen Stellen gleich viel: an der ventralen Seite weniger als an der dorsalen und in der Nachbarschaft der Retina. — Nervenzellen, die bei den anderen Arten in der Augenwand so außerordentlich zahlreich sind, finde ich bei *Oxygyrus* nur in ganz geringer Anzahl: einige intraepitheliale Zellen liegen in der ventralen Wand nahe der Retina, eine kleine Gruppe unipolarer Zellen nahe am Ansatz des Kiels auf der Dorsalseite (Fig. 82 nz_1).

Die Retina ist hier nach dem gleichen Plane gebaut wie bei den anderen untersuchten Heteropoden. Im Hintergrunde des Auges finden wir die Retinafurche, die von den Sockeln der Sehzellen ausgefüllt wird. Diese stehen in unserem Falle in drei Gruppen, von denen die beiden ventralen dorsal, die dorsale ventral gerichtet sind (Fig. 81); im äußeren Theile des Auges, nahe dem Sehnervenabgang (Fig. 82), kommt noch eine vierte Gruppe hinzu, deren Plättchen dorsad sehen. Die Limitans wird zum Theil von den der Retina benachbarten pigmentirten Zellen der Augenwand abgesondert, zum Theil von intraretinalen Limitanszellen, deren Kerne dicht hinter der die Retinazellen durchsetzenden Pigmentzone liegen (Fig. 82 $limz_1$, $limz_2$).

Die Nervenfasern der Retinazellen treten in den dorsal gelegenen Kiel ein; dieser ist mit seinem freien Ende an dem größten Theile des Auges nach vorn gerichtet, erst in der Nähe des Sehnervenabgangs biegt er sich nach hinten um (Fig. 80 und 82). Die Nervenbündel zeigen in ihm einen ähnlichen Verlauf wie bei *Pterotrachea mutica*.

Von Nebensehzellen konnte ich in diesem Auge keine Spur finden.

Durch die Einfachheit der äußeren Gestalt, das Fehlen der Fenster, den Mangel von Nebensehzellen und die geringe Zahl von Nervenzellen in der Augenwand erweist sich das Auge von *Oxygyrus* als das am einfachsten organisirte unter den hier untersuchten Heteropoden-Augen. Das entspricht ganz der sonstigen Stellung des Thieres, das in dem großen Eingeweidesack und der spiralig aufgewundenen

Schale noch weitere Merkmale einer ursprünglichen Organisation an sich trägt.

Ein Überblick über die hier besprochenen Heteropoden-Augen ergiebt ohne Weiteres eine große Gleichmäßigkeit im Aufbau dieser Organe, der gegenüber die Verschiedenheit in der äußeren Form ganz ohne Betracht bleibt. Vor Allem ist es die Zusammensetzung der Retina, die sich überall nach den gleichen Grundzügen gestaltet; fast den einzigen Unterschied bildet die Zahl der Retinazellgruppen; außerdem sind die den Sockeln ansitzenden Plättchen nicht bei allen Arten gleich (vgl. unten).

Den größten Unterschied bedingt das Verhalten des Mittelstücks, je nach Vorhandensein oder Fehlen der Fenster. Am einfachsten liegen die Dinge hierin bei *Oxygyrus*: da haben wir ein überall pigmentirtes Epithel ohne intraepitheliale Nervenzellen und ohne Nebensehzellen. Bei *Carinaria* ist das Mittelstück auf der dorsalen Seite von einem Fenster durchbrochen, bei den *Pterotrachea*-Arten finden sich sowohl dorsal wie ventral Fenster. Mit dem Vorhandensein pigmentfreier Fenster geht dasjenige von Nebensehzellen Hand in Hand; diese fehlen daher auch bei *Oxygyrus*, und das fasse ich als eine Stütze meiner Ansicht auf, dass die Fenster und Nebensehzellen in engster physiologischer Beziehung stehen, dass durch jene das Licht einfällt, welches diese trifft. Allerdings werden wohl jene Nebensehzellen bei *Carinaria*, die im äußeren Augenzipfel in der Nähe der Retina stehen, von den durch die Linse einfallenden Strahlen getroffen werden.

Die optischen Endapparate der Sehzellen zeigen im Auge der Heteropoden die mannigfaltigsten Abstufungen und Übergänge. Die Nebensehzellen von *Pterotrachea mutica* und *Carinaria* tragen einen Stiftchenbesatz, der ganz dem im Becherauge von *Planaria torva* gleicht, also ein sehr ursprüngliches Verhalten zeigt; weniger deutlich sind die Stiftchen an den Nebensehzellen von *Pterotrachea coronata*. — Schon oben habe ich die Ansicht ausgesprochen, dass sich die Plättchen an den Enden der Retinazellen durch Verschmelzung von Stiftchen erklären lassen; eine solche Ableitung der Plättchensätze von einem Stiftchenbesatz wird dadurch wahrscheinlich gemacht, dass in der Retina von *Carinaria* neben den gewöhnlichen Retinazellen auch solche mit dem ursprünglichen Stiftchenbesatz in Reih und Glied stehen, nämlich die Zellen der neu hinzutretenden dritten Gruppe im äußeren Zipfel der Retina. Weiter erscheint diese Ableitung desshalb wahr-

scheinlich, weil an die Basis der Plättchen eine ganze Reihe der Fibrillen herantreten, die den Zellkörper wie den Sockel der Retinazellen durchziehen — bei einem echten Stiftchenbesatz steht jedes Stiftchen mit einer Fibrille im Zusammenhang. Bei *Carinaria* kann man auch noch eine Längsstreifung der Plättchen erkennen (Fig. 48) und eine feine Ausfaserung ihrer Basis; bei *Pterotrachea coronata* dagegen ist die Verschmelzung der Stiftchen eine vollkommenere geworden. Eben so hat sich *Carinaria* darin eine größere Ursprünglichkeit bewahrt, dass die einzelnen Plättchensätze, besonders in der ventraleren Zellgruppe der Retina, viel selbständiger geblieben sind, als bei den Pterotracheen, wo sie reihenweise mit einander in engere Beziehungen treten.

Über die accessorischen Nervenzellen innerhalb des Augenepithels giebt auch die Vergleichung der einzelnen Formen keinen näheren Aufschluss. Bei *Oxygyrus* kommen nur wenige unipolare Zellen vor, bei *Carinaria* und *Pterotrachea mutica* sowohl uni- wie multipolare, bei *Pterotrachea coronata* außerdem noch die merkwürdigen Costalzellen mit ihrem intracellularen Sekretkörper.

Grenacher hat die Reihen von Plättchensätzen in der Heteropoden-Retina mit dem Rhabdom der Arthropoden verglichen; ich habe eine Gleichstellung beider Gebilde abgelehnt, wurde aber dadurch angeregt, den umgekehrten Vergleich zu versuchen und die Erklärung, die mir für die Plättchen der Heteropoden zutreffend erschien, auf das Rhabdom der Arthropoden anzuwenden. Ich fragte mich also: giebt es Anhaltspunkte, welche gestatten, das Rhabdom der Arthropoden als Produkt der Verschmelzung aus einzelnen Stiftchen zu betrachten, deren jedes nur das verdickte und in seiner Konsistenz verwandelte Ende einer Neurofibrille ist, mit anderen Worten: ist ein Rhabdomer morphologisch einem Stiftchensaum, wie er sich bei den Sehzellen so vieler Thiere findet, gleich zu setzen? Schon durch Parker (29) ist bei Astacus eine faserige Zusammensetzung der einzelnen Bestandtheile des Rhabdoms wahrscheinlich gemacht, und meine eigenen Untersuchungen haben mir gezeigt, dass überall, wo ich genauer untersuchte, eine regelmäßige Reihe feiner Fäserchen aus dem meist schwer entwirrbaren Plasma der Retinazelle an das Rhabdom bezw. Rhabdomer herantrat. In einzelnen Fällen konnte ich diese Fäserchen rückwärts weiter ins Zellplasma verfolgen, also ihre Verbindung mit längeren Fibrillen feststellen, die durch die Retinulazelle verlaufen; ihre Verschmelzung mit der Substanz des Rhabdoms war fast überall deutlich. So sind die bisher gefundenen That-

sachen meiner Annahme günstig — aber die Untersuchungen sind noch nicht beendigt, einstweilen muss ich mich eines endgültigen Urtheils enthalten.

3. Die Retina der Cephalopoden.

Wenn ich es hier unternehme, einige Bemerkungen über die Retina der Cephalopoden zu machen, so bin ich dabei in einer misslichen Lage. Denn das, was ich an neuen Thatsachen beibringen kann, ist nur verschwindend gering; meine Untersuchungen, die sich auf ein umfangreiches und gut konservirtes Material beziehen, bieten nur immer wieder eine Bestätigung dessen, was GRENACHER (10) schon vor 16 Jahren veröffentlicht hat, und was inzwischen allgemein anerkanntes Gemeingut geworden und in alle Lehrbücher übergegangen ist. Es möchte daher überflüssig erscheinen, diesen Stoff wiederum durchzusprechen. Ich würde es auch sicher unterlassen, wenn ich nur die paar Kleinigkeiten an Neuem bringen könnte; was mich veranlasst auf dies Gebiet einzugehen, das ist die Deutung, die ich dem Altbekannten gebe, und die von derjenigen GRENACHER's durchaus verschieden ist. Indem ich die Ergebnisse neuerer Forschungen, vor Allem auch die Erfahrungen, die ich bei meinen eigenen Untersuchungen über Sehorgane bei niederen Thieren sammeln konnte, auf die Cephalopoden-Retina anwende, komme ich in Betreff der lichtrecipirenden Elemente zu einer anderen Auffassung. Aber auch diese war von GRENACHER schon erwogen: mit unvergleichlicher Gründlichkeit hat er alle Möglichkeiten geprüft, ehe er sich eine endgültige Ansicht bildete. Wenn ich trotzdem vermuthe, dass er einen Fehlgriff gethan hat, so erwächst mir um so mehr die Pflicht sorgfältig abzuwägen, ob ich seine Gegengründe entkräften kann, und ob meine eigenen Gründe genügend schwer wiegen.

Zu diesen Untersuchungen standen mir die Retinae von zwölf Cephalopoden-Arten zur Verfügung, die sich auf neun Gattungen vertheilen; es sind: Sepiola rondeleti Leach, Rossia macrosoma Orb., Sepia officinalis L., Sepia elegans Orb., Octopus vulgaris Lm., Octopus defilippii Ver., Eledone moschata Lm., Todarodes sagittatus Steenstr., Illex coindetii Steenstr., Loligo vulgaris Lm., Loligo marmorae Ver., Scaeurgus tetracirrus Chiaje. Das untersuchte Stück der Retina von Todarodes verdanke ich Herrn Dr. TH. BEER. Außerdem konnte ich an einer Reihe von Sepia-Embryonen die Entwicklung der Retina studiren. Zur Fixirung wurde meist Sublimat in koncentrirter Lösung und dessen Gemische mit Essigsäure und mit Formol und Essigsäure verwendet. Das Pigment entfernte ich theils mit GRENACHER's Mittel (2—3 Procent Salzsäure zu einem Gemisch von Alkohol und Glycerin), theils mit Chromsalpetersäure nach JANDER. Zur Färbung

bewährte sich am besten Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN's Vorschrift. Viele der oben angeführten Arten werde ich weiterhin gar nicht erwähnen; nur auf solche, die mir irgend etwas Bemerkenswerthes zeigten, werde ich mich beziehen.

Da GRENACHER's Untersuchungen über die Retina der Cephalopoden den folgenden Bemerkungen zu Grunde liegen, will ich deren Ergebnisse hier kurz angeben, wobei ich mich zum Theil der eigenen Worte des Forschers bedienen werde. Die Retina ist ein einschichtiges Neuroepithel, aus zwei Zellarten (Retinazellen und Limitanszellen) zusammengesetzt. Jede Retinazelle hat drei Abschnitte von ungleicher Ausbildung: Stäbchen-, Sockel- und Kernregion, die ersten beiden liegen innen, die dritte außen von der Grenzmembran. Die Stäbchen bilden sich nach Art von Cuticularbildungen an der Retinazelle, und zwar in Gestalt zweier rinnenförmiger Halbcylinder, die den entsprechenden Zellabschnitt zwischen sich einschließen. Die Stäbchenhälften aber gruppiren sich ihrerseits wieder in der Weise, dass gewöhnlich vier derselben, die zu eben so vielen Zellen gehören, zu Einheiten höherer Ordnung — Rhabdomen — zusammentreten. Die beiden Hälften des Stäbchens gehören so zu verschiedenen, aber benachbarten Rhabdomen. Die Sockelregion ist durch die bei allen Arten vorhandene Anhäufung körnigen Pigments charakterisirt; eine zweite Pigmentanhäufung am inneren Ende der Stäbchen ist nicht konstant. Die Kernregion ist außer durch den Kern noch durch eine besonders stark entwickelte Hülle gekennzeichnet, die wahrscheinlich mit einer ähnlichen Bildung am Sockel, dem »Sockelmantel« gleichartig ist. Mit dem äußeren zugespitzten Ende dieses Abschnittes geht jede Retinazelle in eine Nervenfaser über. Als Fortsetzung und letzte Endigung dieser Nervenfaser ist mit größter Wahrscheinlichkeit eine feine Faser zu betrachten, welche im Inneren der Retinazelle bis gegen die Limitans emporsteigt; in der Stäbchenregion verläuft sie zwischen je zwei Rhabdomen; ein unmittelbarer Kontakt mit der Substanz der letzteren oder ein Übergang in dieselben kam nirgends zur Beobachtung. — Die Limitanszellen sind in der Sockelregion zwischen die Retinazellen eingesprengt; sie senden Ausläufer zu der Innenfläche der Retina ab, die im Inneren der Rhabdome verlaufen und an ihrem inneren Ende mit der Membrana limitans verschmelzen, welche die Retina innen überzieht; die Ausläufer sind als Material für den Aufbau der Limitans zu betrachten.

Der gründlichen Aufklärung der Verhältnisse durch GRENACHER's Untersuchungen ist es zuzuschreiben, dass in den 16 Jahren seit deren Erscheinen nur zwei, wenig umfangreiche, Abhandlungen über die Retina der Cephalopoden

erschienen sind: in der einen theilt RAWITZ (33) seine werthvolle Beobachtung mit, dass bei solchen Cephalopoden, die eine zweite, innere Pigmentzone besitzen (*Sepia*, *Sepiola*, *Eledone*), in der Dunkelheit eine Pigmentwanderung eintritt, derart, dass das Pigment dieser Zone im Inneren der Stäbchen gegen die äußere Pigmentzone sich zurückzieht. Die andere Abhandlung stammt von v. LENHOSSÉK (25); sie stellt die Form der Sehzellen bei *Eledone* durch Chromsilberimprägnation fest und bringt einige Bemerkungen über die histologische Auffassung der Retina. Was sie sonst enthält, wie die Ermittelung, dass jede Sehzelle in eine Nervenfaser übergeht, und dass die Cephalopoden-Retina nicht mit der gesammten Wirbelthier-Retina, sondern nur mit der Neuroepithelschicht derselben verglichen werden kann, ist lediglich eine Bestätigung dessen, was GRENACHER schon lange vorher erkannt und mitgetheilt hat. Die Kritik, welche v. LENHOSSÉK an anderen Befunden GRENACHER's übt, ist von diesem selbst schon zurückgewiesen (12). Wenn KOPSCH (22) ohne Nennung GRENACHER's der Arbeit v. LENHOSSÉK's den Nachweis zuschreibt, »dass die Netzhaut der *Eledone* der Hauptsache nach aus einer einfachen Lage von Sinneszellen besteht, die an ihrem basalen Ende in einen feinen Fortsatz ... auslaufen«, der zum Ganglion opticum geht, so muss dem gegenüber auf die unbestreitbare Priorität GRENACHER's nachdrücklich hingewiesen werden.

GRENACHER hat zuerst die Cephalopodenretina als ein einschichtiges Epithel aufgefasst. Die Stellung der Limitanszellen in diesem Epithel erscheint nach seinen Ausführungen nicht ganz klar; er erkennt genau, dass sie die Reihe derjenigen Epithelzellen fortsetzen, die den Zwischenraum zwischen Retina und Corpus epitheliale einnehmen, er präcisirt ihre Rolle bei der Bildung der Limitans; aber ihr Verhältnis zu den stäbchentragenden Retinazellen, den Sehzellen, hat er nicht »auf den Begriff« gebracht. v. LENHOSSÉK hat dies gethan, wenn er für die Limitanszellen den Ausdruck »indifferente Epithelzellen« gebraucht und sagt, »dass die Sehzellen mit ihrem ... kernhaltigen protoplasmatischen Körper eigentlich unter dem Epithel liegen«. Einer Änderung der Benennung für die Limitanszellen in »indifferente Epithelzellen« möchte ich aber nicht zustimmen; dieser Name ist zur Erläuterung der Stellung dieser Zellen gut, aber der GRENACHER'sche Name ist so bezeichnend, dass er völlig zu Recht besteht. — Es entspricht sonach das Ende der Sockelregion GRENACHER's der freien Oberfläche des Epithels; die Stäbchen, die nach innen davon liegen, sind als Fortsätze der Epithelzellen aufzufassen; die »Grenzmembran« dagegen ist nichts Anderes als eine Basalmembran.

Diese Anschauung lässt sich entwicklungsgeschichtlich unschwer begründen. An dem Auge eines Sepia-Embryos, in dem die Linse erst eine zapfenförmige Gestalt hat, ist die Retina ein deutlich einschichtiges Epithel, dessen schlanke Zellenleiber von einer bis zur anderen Grenzfläche sich ausstrecken, während die runden Kerne sich

in zwei Reihen anordnen. Stäbchen sind noch nicht zu erkennen, eben so wenig eine Grenzmembran, welche die Zellenlage durchsetzte; nach außen schließt eine scharf begrenzte Basalmembran das Epithel ab. Diesen Charakter behält die Retina noch längere Zeit bei: in Folge zahlreicher Kerntheilungen, die alle in nächster Nähe der freien Epitheloberfläche vor sich gehen, mehren sich ihre Zellen; die Kerne werden länglich und ordnen sich zu drei, vier und mehr Reihen an. Es treten dann auch die Stäbchen auf, zunächst als ganz kleine zapfenförmige Ausläufer der Zellen auf der inneren Fläche des Epithels; zugleich erkennt man eine ganz dünne Membran, die von ihnen emporgehoben wird und noch durch Fäserchen mit dem Epithel in Verbindung bleibt: es ist die Limitans (Fig. 83 *a*). In der Mitte der Retina ist das Bild ein wenig anders als an den Seiten; die Entwicklung ist dort schon etwas weiter fortgeschritten, die Stäbchen sind etwas länger, und, was mir wichtig erscheint, es liegen zahlreiche Kerne dicht an die Basalmembran herangedrängt (Fig. 83 *b*).

In einem weiter fortgeschrittenen Entwicklungsstadium des Auges, das dem in Fig. 684 oben bei KORSCHELT und HEIDER (Entwicklungsgeschichte) nach BOBRETZKY abgebildeten Auge von *Loligo* entspricht, sieht man zuerst ein der »Grenzmembran« entsprechendes Gebilde auftreten (Fig. 84 *bm*); es liegt aber im Gegensatz zu dem Verhalten in der fertigen Retina ganz basal, und die Mehrzahl der Kerne liegt nach innen davon, nur wenige nach außen; dagegen ist die scharfe basale Begrenzung des Retinaepithels, die Basalmembran, nicht mehr vorhanden. Auf weiteren Entwicklungsstadien nehmen die Zellkerne nach innen von der »Grenzmembran« ab, die nach außen von ihr mehren sich. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass diese ganze Veränderung darauf beruht, dass die Zellen des Retinaepithels mit ihren basalen Enden durch die Basalmembran hindurchwandern: die dichte Anlagerung der Kerne an diese Membran (Fig. 83 *b*) ist die erste Andeutung davon; in späteren Stadien kann man nicht selten Stellen finden, wo ein Kern zur Hälfte innerhalb, zur anderen Hälfte außerhalb dieser Membran liegt (Fig. 84 bei †), also gerade in der Durchwanderung begriffen ist. Dieser Process dauert so lange an, bis die meisten der Zellen mit dem größten Theile ihres Plasmaleibes nach außen von der Membran liegen, diese also ganz gegen die Stäbchenseite der Retina gerückt ist und nur noch die Limitanszellen nach innen von ihr stehen. Die Retinazellen sind also, wie v. LENHOSSÉK recht vermuthete, ins Bindegewebe eingewachsen; die »Grenzmembran« ist nichts Anderes als die Basalmembran. Damit

erklärt es sich ohne Weiteres, dass zwischen den kernführenden Enden der Sehzellen Bindegewebsfasern und Blutgefäße in großer Menge liegen (Fig. 86 *a* und *b* von *Eledone*).

Aus dieser Entwicklung der »Grenzmembran« wird auch auf den Bau derselben ein Licht geworfen. Sie ist nicht, wie v. LENHOSSÉK sagt, eine Cuticularbildung, die von dem basalen Ende der Limitanszellen ausgeht, sondern sie ist bindegewebiger Natur. Sie ist nicht gleichmäßig verbreitet, derart, dass jede Limitanszelle gleichen Antheil an ihr hätte; vielmehr macht ihr Flächenbild völlig den Eindruck eines Bindegewebsnetzes (Fig. 85), in dem hier und da, besonders wo Gefäße verlaufen, Kerne eingelagert sind. Überall sieht man auf Querschnitten durch die Retina bei entsprechender Färbung die Theile der Membran mit Bindegewebsfasern in Verbindung treten, die ihrerseits mit dem Bindegewebe nach außen von den Enden der Sehzellen verknüpft sind (Fig. 86 *a* und *b*). Ja, bei Illex coindetii finde ich gar nicht selten Kerne von Limitanszellen, die durch die »Grenzmembran« nach außen hindurchragen (Fig. 87).

Ich gebrauche fortan für das Gebilde, das GRENACHER in der Cephalopodenretina als »Grenzmembran« bezeichnet, den Namen Basalmembran. Die Änderung wäre an sich nicht nöthig; sie wird nur wünschenswerth, wenn man das Heteropodenauge zum Vergleich heranzieht. Dort hat GRENACHER in entsprechender Weise eine feine Membran als Grenzmembran bezeichnet, die man derjenigen bei den Cephalopoden nicht gleichsetzen kann: die Grenzmembran im Heteropodenauge liegt in der Verlängerung der inneren Cuticula, welche die freien Enden der an die Retina angrenzenden Epithelzellen überzieht; eine solche Grenzmembran musste im Cephalopodenauge an der Basis der Stäbchen, am inneren Ende der Limitanszellen liegen. Bei Scaeurgus tetracirrus, wo die Retina-Elemente am wenigsten zahlreich sind (vgl. die Zahlangaben am Ende dieses Abschnittes), finde ich am Rande der Retina, wo die Zellen besonders locker stehen, an der Basis der Stäbchen eine deutliche Grenzmembran, die derjenigen im Heteropodenauge völlig entspricht, und für die ich diesen Namen auch anwenden möchte. Zwar geht GRENACHER's Bearbeitung der Cephalopodenretina zeitlich derjenigen des Heteropodenauges voraus. Wenn aber doch einmal wegen dieser Discordanz eine Änderung vorgenommen werden muss, so will ich sie lieber hier eintreten lassen, wo ich von GRENACHER's Auffassung mehrfach abweiche, als bei dem Heteropodenauge, wo ich mit ihm in vollster Übereinstimmung bin.

Aus dieser Auseinandersetzung geht mit Nothwendigkeit die Fol-

gerung hervor, dass die Sockel im Heteropodenauge mit dem, was GRENACHER in der Cephalopodenretina Sockel nennt, nicht homolog sein können. Die ersteren sind Auswüchse der Zellen über ihre ursprüngliche Erstreckung hinaus, wie die Stäbchen im Cephalopodenauge, und liegen nach innen von der Grenzmembran; die »Sockel« im Cephalopodenauge sind dagegen die intraepithelialen Theile der Sehzellen, sie liegen nach außen von der Grenzmembran, wo eine solche vorhanden ist, zwischen dieser und der Basalmembran. Ich glaube, dass man für diese Theile der Cephalopodensehzelle keinen besonderen Namen braucht, und lasse jedenfalls den Namen »Sockel« für sie fallen.

Die äußere Pigmentzone durchsetzt, wie v. LENHOSSÉK angiebt, sowohl die Sehzellen wie die Limitanszellen, und ist nicht auf erstere beschränkt.

Für die Verlängerung der Sehzellen, die von den beiden cuticularen Halbröhren eingeschlossen ist, hat GRENACHER in Übereinstimmung mit BABUCHIN und HENSEN den Namen Stäbchen gebraucht; ich behalte ihn bei. Im plasmatischen, die cuticulare Röhre ausfüllendem Theile dieses Stäbchens kann man bei genügend intensiven Färbungen, wie sie uns durch die neueren Hämatoxylinmethoden ermöglicht werden, auch auf Querschnitten durch die Retina (Längsschnitten durch die Stäbchen) häufig jene feine Faser verfolgen, die GRENACHER nur auf Querschnitten sehen konnte. Nach außen konnte ich sie auch in dem intraepithelialen Theile der Retinazellen nachweisen (Fig. 88 *nfi* zeigt dies bei *Scaeurgus*), und bei günstigen Präparaten, die ich von *Eledone* habe, kann man sie auch weiter in der Zelle entlang laufen sehen. Im Stäbchen schlängelt sich die Faser mannigfach (Fig. 89) und endigt am inneren Ende dicht unter der Limitans mit einer Verdickung. Dieser Endknopf ist besonders günstig bei Illex coindetii zu sehen, einer Art, bei der die innere Pigmentzone fehlt; hier sind die Knöpfchen sehr groß und färben sich mit Eisenhämatoxylin dunkelblau; die an sie ansetzende Faser kann man weit hinein in das Stäbchen verfolgen (Fig. 89). Aber auch bei anderen Arten lässt sich das Endknöpfchen nachweisen, selbst bei solchen, welche die innere Pigmentzone besitzen; bei diesen erscheinen sie deutlich an den Stellen, wo der helle Streif die Retina durchzieht, den RAWITZ (33) zuerst bei Sepia erkannte: hier ist das Pigment von dem Knöpfchen zurückgezogen (Fig. 91, mittleres Stäbchen). Entpigmentirte Präparate möchte ich desshalb nicht für das Vorhandensein dieses Gebildes ins Feld führen, weil man einwenden könnte, das

Substrat der hier angehäuften Pigmentkörnchen habe sich gefärbt und täusche einen Endknopf der Faser vor. — Das Endknöpfchen erinnert an ähnliche Verhältnisse bei den Stäbchen der Alciopiden, nur dass man dort die Faser innerhalb des Knöpfchens noch verfolgen kann, was man hier nicht vermag. Wie dort sehe ich auch bei den Cephalopoden in dieser Faser eine Neurofibrille.

v. Lenhossék hat die Fasern in Stäbchen und Zelle nicht finden können; Grenacher selbst betont freilich, dass nur ausnahmsweise günstige Präparate ihm diese Bildungen gezeigt haben; ich habe sie dagegen mit den von mir angewandten Methoden, die ja auch v. Lenhossék schon zur Verfügung standen, häufig darstellen können. Den principiellen Widerspruch v. Lenhossék's gegen das Vorhandensein solcher Fasern habe ich schon oben erörtert.

Hier komme ich nun auf den Hauptpunkt dieser Auseinandersetzung: ich halte diese Neurofibrille für das lichtrecipirende Element der Sehzelle. Grenacher hat diese Möglichkeit erwogen; er sagt: »wenn nicht eine ganze Fülle von anderen Thatsachen und Erwägungen dieser Auffassung principiell im Wege stünden«, würden »eine ganze Reihe von Cephalopoden zu ihren Gunsten vorgeführt werden können, nämlich alle jene, bei denen die innere, dicht unter der Limitans gelegene Pigmentzone fehlt, die Nervenfaser also wie bei den Alciopiden dem Lichte ausgesetzt ist«. Sehen wir, was er dagegen einwendet.

»Die ganze Fülle vergleichend-anatomischer Thatsachen weist noch immer einzig und allein auf die Stäbchen in ihren verschiedenartigen Formen, als die allein konstanten, dem Licht überall zugänglichen Elemente hin, die wir als unentbehrliche Vermittler der Lichtempfindung in Anspruch zu nehmen haben«, sagt Grenacher, und an einer anderen Stelle äußert er sich über die Natur der Stäbchen dahin, »dass dieselben . . . überall als von besonderen Zellen nach Art der Cuticulae abhängige Bildungen auftreten«. Diese Anschauungsweise ist zunächst von Hensen (14) deutlich ausgesprochen: er stellt fest, dass die Stäbchen der Cephalopoden Cuticularbildungen seien, »und bei den Heteropoden und Pecten deutet das Verhalten der Stäbchen auf die gleiche Entstehungsweise«. Auch für die Stäbchen der Säugethierretina ist Hensen geneigt, sie als Cuticularbildungen anzusehen — für die übrigen Wirbelthiere würde dann wohl das Gleiche zu gelten haben. Für Grenacher fiel dann besonders die ganze Masse der Arthropoden ins Gewicht, deren Rhabdome er als Cuticularbildungen deutet. Dazu kommen noch die Alciopiden und

die übrigen Raubanneliden, so dass allerdings bei den damals genauer untersuchten Sehorganen kaum eines war, in dem nicht stäbchenartige Cuticularbildungen eine Rolle spielten.

Aber von diesen Stäbchen enthält dasjenige der *Alciopiden* eine Neurofibrille im Inneren der cuticularen Röhre, die schon durch GREEFF bekannt wurde; bei den Raubanneliden konnte ich eine eben solche durch Stäbchen und Sehzelle verfolgen. Am *Pecten*-Stäbchen vermisse ich, wie oben aus einander gesetzt, die Cuticula, dagegen ist die Neurofibrille in ihm seit HENSEN bekannt, und wenn auch angefochten, besteht sie doch zu Recht. Die Plättchensätze an den Sehzellen der *Heteropoden* lassen sich wohl kaum als cuticulare Säume auffassen; ich habe oben versucht, sie als verschmolzene und verdickte, in ihrer Konsistenz umgewandelte Enden von Neurofibrillen zu deuten. Für die Rhabdome der *Arthropoden* haben JOHANSEN (Zool. Jahrb. [Anat.] Bd. VI, p. 445) und PARKER (29) sich dahin geäußert, dass sie keine Ausscheidung, sondern »eine lebende Modifikation des Protoplasmas« der Retinulazellen seien und ich habe oben angedeutet, dass ich eine ähnliche Auffassung wie bei den Plättchen der Heteropoden auch für sie begründen zu können glaube. Was schließlich die Wirbelthierstäbchen anbetrifft, so bin ich allerdings noch ganz ohne eigene Erfahrung und wage kaum die Möglichkeit zu erwägen, ob der nicht unbestrittene Achsenfaden etwa als lichtrecipirende Neurofibrille aufgefasst werden kann.

Dagegen sind seither eine ganze Anzahl Sehorgane bekannt geworden, an deren Sinneszellen Cuticularbildungen ganz fehlen. So sind zunächst bei den stäbchenartigen Bildungen, die sich als Auswüchse der Sehzellen über ihr freies Ende hinaus darstellen, nicht überall cuticulare Hüllen bekannt: ich erinnere an die oben besprochenen Stäbchen von *Lima* und *Pecten*, oder an die etwas abweichenden Verhältnisse von *Siphonostoma diplochaetos*; hier sind aber überall Neurofibrillen im Stäbchen vorhanden. Weiter fehlen Cuticulae an den Sehzellen der *Planarien* und allen nach diesem Typus gebauten Sehorganen: hier haben wir als lichtrecipirende Elemente nach meiner Auffassung ebenfalls Neurofibrillen anzusehen, nicht eine, sondern viele in einer Sehzelle, welche jede mit einer Anschwellung, dem »Stiftchen«, an der Zellperipherie endigen. Schließlich ist auch in den epithelialen Augen, wie einerseits dem segmentalen Auge des Palolowurms, andererseits den Komplexaugen von *Sabella*, *Branchiomma* und *Arca* das recipirende Element der Sehzellen keine

Cuticularbildung, sondern dort eine einzelne dicke Neurofibrille, hier wahrscheinlich ein Bündel von feinen Neurofibrillen.

Es ist also kein Grund mehr vorhanden, Cuticularbildungen als wesentliche Bestandtheile der Sehzellen, als recipirendes Element anzusehen. Vielmehr sehen wir in allen aufgezählten Beispielen Neurofibrillen, meist mit verdickten oder sonst modificirten freien Enden, als Theile der Sehzellen wiederkehren, und dürfen desshalb mit großer Wahrscheinlichkeit sie als nothwendiges Organulum dieser Zellen ansehen, und in ihnen den recipirenden Endapparat erblicken. Desshalb glaube ich, dass auch in den Stäbchen der Cephalopodenretina die Neurofibrille als lichtrecipirender Theil fungirt.

Der andere nicht minder schwerwiegende Einwurf, den Grenacher dieser Deutung entgegenhält, bezieht sich auf diejenigen Cephalopoden, bei denen eine innere Pigmentzone in der Retina vorkommt. Der »schützende Pigmentgürtel vor den Nervenfasern« müsste diese ganz vom Licht absperren, die Thiere wären blind, wenn die Fasern der recipirende Theil wären. Wir werden sehen, wie auch dieser Einwand sich völlig befriedigend aufklären lässt, und die Pigmentverhältnisse, die hier gegen diese Auffassung ins Feld geführt werden, vielmehr eine nicht unwichtige Stütze für dieselbe bilden, wenn man Thatsachen in Erwägung zieht, die allerdings zu der Zeit, wo Grenacher's Untersuchungen entstanden, noch nicht bekannt waren.

Zuvor will ich jedoch die Schwierigkeiten für das physiologische Verständnis des Sehvorgangs besprechen, die sich bei Grenacher's Anschauung ergeben. Auch damit bringe ich nichts Neues, Grenacher selbst hat sie mit so vorzüglicher Klarheit erörtert, dass ich nichts Besseres thun kann, als seiner Darstellung zu folgen. Weglassen möchte ich diese Erwägungen nicht, da sie ja der gegentheiligen Auffassung, die ich vertheidige, zur Stütze dienen müssen. Für Grenacher ist das — im Allgemeinen viertheilige — Rhabdom die Perceptionseinheit. Dieses steht aber mit vier Zellen in Verbindung, welche sonach mitsammt ihren vier Nervenfasern einer gleichartigen Einwirkung ausgesetzt wären. Da aber jede Zelle zu zwei Rhabdomen in Beziehung steht, so haben die einzelnen Rhabdome mit jedem ihrer unmittelbaren Nachbarn einen gemeinsamen Leitungsdraht; wenn auch jedes mit vier Nerven verbunden ist, so steht doch jeder dieser Nerven nur halb in seinem Dienst. Das sind Wechselbeziehungen, »die das Verständnis des Sehvorgangs nicht unwesentlich erschweren«. Die Folge davon ist, dass »differente Reize auf unmittelbar benachbarten Rhabdomen durch die partiell gemein-

same Leitung wahrscheinlich nicht voll ihrer Differenz entsprechend zur Empfindung gelangen werden, sondern erst dann, wenn ihre Projektion auf Rhabdome erfolgt, welche keine gemeinsamen Nervenasern mehr erregen«. Dabei sieht GRENACHER noch absichtlich ab von dem Umstand, dass sich zahlreiche Rhabdome unter sich vermittels ihrer Kante vereinigen zu einer einheitlichen, nur von unregelmäßig geformten Kanälen durchsetzten Masse. Dadurch wird die Erklärung natürlich noch weit mehr erschwert.

Alle diese Schwierigkeiten fallen fort, wenn man in den cuticularen Bildungen, welche die plasmatischen Stäbchen einscheiden, nichts sieht als ein Stützgerüst für diese, und dagegen als lichtrecipirendes Element die in Zelle und Stäbchen verlaufende Neurofibrille betrachtet.

Nun komme ich zu den Pigmentverhältnissen der Cephalopodenretina. Wenn man die in Alkohol konservirten Retinae der verschiedenen Arten betrachtet, so springt ein Unterschied in ihrem Aussehen sofort in die Augen: bei *Illex*, *Loligo*, *Todarodes* und *Scaeurgus* ist die Retina silbergrau bis gelbgrau gefärbt; ihr Rand hebt dadurch sich in dem aufgeschnittenen Auge von *Loligo* scharf gegen das Pigmentepithel der präretinalen Zone ab, die das Corpus epitheliale ringförmig umgiebt (Fig. 90). Dagegen sind die Retinae von *Rossia*, *Sepiola*, *Sepia*, *Octopus* und *Eledone* tief braunschwarz. Bei diesen letzteren finde ich überall, mit alleiniger Ausnahme von Sepiola, einen quer durch die Retina verlaufenden helleren Streifen, dessen Richtung genau der Zone entspricht, in der auf der Außenseite die Nervenfasern das Auge verlassen um zum Sehganglion zu gehen. RAWITZ (33) hat diesen Streifen zuerst nachgewiesen bei *Sepia*, fand ihn aber nicht bei *Eledone* und *Sepiola*. Es leuchtet nun sogleich ein, dass diese beiden Gruppen, die mit heller und mit dunkler Retina, auch der Lebensweise nach zusammengehören: *Illex*, *Loligo* und *Todarodes* sind pelagische Formen, die in so fern keinen Unterschied zwischen Tag und Nacht machen, als sie fortwährend in Bewegung sind. Dagegen sind *Sepia*, *Octopus* und *Eledone* ausgesprochen littorale Thiere, die sich bei Tage in Schlupfwinkeln verbergen oder auf dem Boden ruhig liegen, und Nachts auf Raub ausgehen. *Scaeurgus* ist eine Tiefenform. Wie sich *Rossia* und *Sepiola* stellen, weiß ich nicht.

Untersucht man diese verschiedenen Retinae auf Schnitten, so zeigt es sich, dass bei der ersten Gruppe das Pigment auf die Limitanszellen und die zwischen ihnen gelegenen Theile der Sehzellen beschränkt ist, dass aber die Enden der Stäbchen davon frei sind (Fig. 91,

rechte Sehzelle). Bei der zweiten Gruppe dagegen zieht sich das Pigment von den Stellen, wo es bei jenen vorhanden ist, in feinen Körnchen durch das Stäbchen hinauf, die Neurofibrille entlang, und folgt genau deren Schlängelungen, um dann am Ende eine dichte Hülle um das Endknöpfchen der Fibrille zu bilden (Fig. 91, linke Sehzelle). Die dicht neben einander liegenden dunkel umhüllten Endknöpfchen erscheinen dann als die Pigmentanhäufungen der Autoren, welche die innere Pigmentzone zusammensetzen; dieser oberflächlichen Lage von Pigment ist das dunkle Aussehen derjenigen Retinae zuzuschreiben, denen eine solche Pigmentzone zukommt. GRENACHER hat diesen Unterschied in der Pigmentirung bei *Loligo* und *Octopus* schon erkannt, aber irrthümlich auch *Sepia* die innere Pigmentzone abgesprochen, was RAWITZ richtig stellt. — Da wo der hellere Streif die dunklen Retinae durchzieht, hat sich das Pigment von den Knöpfchen der Neurofibrillen zurückgezogen, umgiebt aber immer noch in zahlreichen Körnchen die Fibrille selbst.

Auch an den lebenden Tintenfischen kann man Unterschiede in der Färbung der Augen erkennen. JATTA (18) sagt, dass bei den pelagischen Arten die Farbe der Augen blau sei, bei den littoralen roth oder gelb. Das Blau kommt offenbar dadurch zu Stande, dass die äußere Pigmentzone durch das trübe Medium der Stäbchenschicht geschehen wird — also ähnlich wie an der blauen Iris beim Menschen. Das rothbraune Pigment der inneren Pigmentschicht mag roth erglänzen bei auffallendem Lichte — wie eine gelbe Färbung entsteht, weiß ich allerdings nicht zu erklären.

RAWITZ (33) hat nun gezeigt, dass in der Retina von *Eledone*, die nach längerem Verweilen im Dunkeln unter Lichtabschluss getödtet wird, das Pigment aus der inneren Pigmentzone fortgewandert ist und sich gegen die äußere Pigmentzone zurückgezogen hat (Fig. 91 rechts). GRENACHER (12) vermuthet wohl mit Recht, dass die Pigmentwanderung an der Faser innerhalb des Stäbchens entlang geht. Ich konnte das Ergebnis der Pigmentverschiebung an der Retina einer *Sepia* beobachten, die ich zwei Tage in der Dunkelkammer hielt.

Schon BABUCHIN (2) hat die Dislokationsfähigkeit der Pigmentsubstanz erwogen; aber die Prämissen, durch die er darauf geführt wird, sind nicht zuverlässig. Er sagt: »Obwohl die Stäbchen bei *Sepia* beinahe beständig von einer Schicht Pigment überdeckt sind, so stieß ich später doch auf Exemplare, wo diese Schicht gar nicht vorhanden war; dieselbe Erscheinung wiederholte sich auch bei *Loligo*.« Das Letztere erscheint mir nicht sehr wahrscheinlich. Über die Ursache der Pigmentverschiebung findet sich keine Angabe.

Das giebt uns den Schlüssel zur Erklärung für das verschiedene Verhalten des Pigmentes in den Retinae der verschiedenen Arten.

Sepia, *Eledone* und *Octopus* sind Thiere mit nächtlicher Lebensweise, die ihre Augen also hauptsächlich des Nachts brauchen; die recipirenden Theile müssen daher sehr reizbar sein, damit sie schon durch die geringen Lichtmengen, die bei Nacht in sie eindringen können, genügend stark afficirt werden. Am Tage würden so empfindliche Thiere durch die Überfülle des Lichtes ganz geblendet sein, wie man das z. B. von den Eulen sagt: der Schutz gegen solche Blendung wird erlangt durch die Wanderung des Pigments, das sich um die Nervenfibrille und in besonders dichter Menge um das Endknöpfchen derselben anhäuft. Die Thiere sitzen dann unthätig in ihren Schlupfwinkeln und würden in der That völlig blind sein, wenn nicht im Bereiche des hellen Streifens, der die Retina durchzieht, die Endknöpfchen der Neurofibrillen frei von Pigment blieben. Es ist sehr wohl möglich, dass die Endorgane in diesem Gebiete weniger reizbar und für das Sehen im Dunkeln desshalb weniger tauglich sind, und dass bei den nächtlichen Ausflügen der Thiere die Nachbartheile der Retina für den hellen Streifen eintreten müssen. — Bei den pelagisch lebenden Cephalopoden jedoch, die auch den Tag über in Bewegung sind, würde ein solcher Pigmentüberzug über die Neurofibrillen und deren Endknöpfchen dem Thiere direkt schädlich sein, da ja das Sehen entweder nur auf einen Theil der Retina beschränkt oder direkt behindert würde. Es wäre aber möglich, dass im direkten Sonnenlicht auch hier Pigmentverschiebungen einträten.

Die Wanderung des Pigments würde nur eine mangelhafte Erklärung finden, wenn man in den Rhabdomen Grenacher's die lichtrecipirenden Elemente sehen wollte; denn sie würden durch die in ihrer Längsrichtung einfallenden Lichtstrahlen doch getroffen werden, da ja die innere Pigmentzone nicht zusammenhängend ist, sondern aus einzelnen Pigmentanhäufungen besteht, die zwischen den Rhabdomen liegen. Die Pigmentstränge zu Seiten der Rhabdome würden weder eine Abblendung noch eine optische Isolirung desselben bewirken. Völlig unerklärt aber bliebe der helle Streif in den Retinae der littoralen Cephalopoden und das Verhalten des Pigmentes in ihm. Dagegen leuchtet es ohne Weiteres ein, dass der Überzug der Neurofibrille durch Pigment ein wirksames Mittel gegen zu starke Reizung derselben durch intensive Beleuchtung ist, oder bei völliger Umhüllung eine solche Reizung ganz verhindert. Da die Neurofibrille im Stäbchen geschlängelt verläuft, nicht genau in der Achse desselben, so werden einerseits die Strahlen, die in der Achsenrichtung des Stäbchens einfallen, nicht die ganze Fibrille durchlaufen,

andererseits können Strahlen, die an dem Endknöpfchen vorbeigehen, sehr wohl noch Theile der Neurofibrille treffen, theils direkt, theils dadurch, dass sie von den cuticularen Wänden des Stäbchens entsprechend reflektirt werden. Wenn sich nun das Pigment auch nur über einen Theil der Neurofibrille herüberzieht, so wird damit doch schon eine Verringerung des Reizes bewirkt, die entsprechend gesteigert werden kann, bis zur völligen Einhüllung auch des Endknöpfchens.

Das also, was in Bezug auf die Rhabdome durch die Art der Pigmentvertheilung nicht erreicht werden kann, wird in Bezug auf die Neurofibrillen sehr leicht erreicht: eine Abstufung der Blendung derart, dass bei großer Helligkeit nur wenige, bei geringer Beleuchtung möglichst viel Lichtstrahlen zu den recipirenden Elementen gelangen können. Unsere Erklärung der besprochenen Schwierigkeit ist also: die Cephalopoden mit innerer Pigmentzone sind Nachtthiere, und am Tage ist ihr Sehen auf den hellen Streifen der Retina beschränkt.

Also auch diese Erscheinungen sprechen für die von Grenacher verworfene Deutung, die ich wieder aufnehme, und ich glaube, dass somit nichts mehr gegen, Alles für die Auffassung spricht, dass die Neurofibrille im Stäbchen der Cephalopodenretina das lichtrecipirende Element der Sehzelle ist.

Damit ist die Einheit gegeben, die man etwaigen Zählungen der Retina-Elemente zu Grunde legen kann. Um eine Grundlage zur Abschätzung der Sehschärfe bei den Cephalopoden zu geben, habe ich eine Anzahl solcher Zählungen vorgenommen. Ich benutzte dazu ein Zeiss'sches Ocular-Netzmikrometer mit $^1/_2$ mm-Theilung. Da die Vertheilung der Elemente eine sehr gleichmäßige ist, so ist die Zählung sehr einfach: die Auszählung der Quadrate ergiebt nahezu gleiche Zahlen, und der Durchschnitt schon relativ weniger Zählungen (50 bis 100) gewährt eine genügende Genauigkeit. Am angenehmsten ist es, bei den dunklen Retinae die Pigmenthäufchen der inneren Pigmentschicht zu zählen; aber auch die Stäbchen lassen sich da, wo sie recht regelmäßig stehen, mit Sicherheit zählen. Bei Ermittelung der folgenden Werthe ist allerdings auf eine Schrumpfung der konservirten Retina nicht Rücksicht genommen, eben so wenig auf eine Zusammenschiebung der übrigens mit warmem Wasser gestreckten Schnitte. Daher sind sie wohl etwas zu groß ausgefallen; aber ich glaube nicht, dass die Abweichung von der Wirklichkeit groß ist; auf einige Tausend kann es dabei freilich nicht ankommen. Es stehen auf dem Raum eines Quadratmillimeters bei: *Loligo* 162400, *Eledone*

106000, *Sepia* 105600, *Illex* etwa 90000, *Octopus* 64000, *Todarodes* 61000, *Rossia* 60000 und *Scaeurgus* 26000 Stäbchen. Die Tiefenform *Scaeurgus* hat also die bei Weitem wenigsten. Diese Zahlen zeigen uns, wie erstaunlich scharf das Sehvermögen dieser Thiere sein muss. Wenn wir für ein Auge von *Sepia* vom Durchmesser des Menschenauges die Zahl der lichtrecipirenden Einheiten berechnen, so erhalten wir, die Retina als Halbkugelschale angenommen, die außerordentliche Zahl von über 70 Millionen Stäbchen, eine Zahl, deren Bedeutung uns erst klar wird, wenn wir bedenken, dass die Zahl der recipirenden Einheiten für das Menschenauge insgesammt auf etwa 50 Millionen zu schätzen ist.

Tübingen, Ende April 1900.

Verzeichnis der angeführten Werke.

1. St. Apáthy, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Erste Mittheilung. In: Mitth. aus d. Zool. Station zu Neapel. Bd. XII. 1897. p. 495—748.
2. A. Babuchin, Vergleichend-histologische Studien. I. Über den Bau der Cephalopodenretina. In: Würzburger naturwiss. Zeitschr. Bd. V. 1869.
3a. Th. Beer, Die Accommodation des Fischauges. In: Pflüger's Archiv. Bd. LVIII. 1894. p. 523—650.
3b. Ders., Die Accommodation des Auges bei den Reptilien. Ebenda. Bd. LXIX. 1898. p. 549.
4. Ders., Die Accommodation des Cephalopodenauges. Ebenda. Bd. LXVII. 1897. p. 541—586.
5. O. Bütschli, Notiz zur Morphologie des Auges der Muscheln. In: Festschrift des naturhist.-medic. Vereins zu Heidelberg. 1886.
6. J. Carrière, Die Sehorgane der Thiere. München und Leipzig 1885.
7. Ders., Über Molluskenaugen. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIII. 1889. p. 378—402.
8. C. Gegenbaur, Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. Leipzig 1855.
9. E. Göppert, Untersuchungen über die Sehorgane der Salpen. In: Morphol. Jahrb. Bd. XIX. 1892. p. 250—294.
10. H. Grenacher, Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. I. Die Retina der Cephalopoden. In: Abhandl. der naturf. Gesellsch. zu Halle. Bd. XVI. 1884.
11. Ders., Desgl. II. Das Auge der Heteropoden. Ebenda. Bd. XVII. 1886. p. 1—64.
12. Ders., Über die Retina der Cephalopoden. In: Zool. Anzeiger. Bd. XVIII. Nr. 480. 1895.

13. M. Heidenhain, Cytomechanische Studien. In: Archiv für Entwicklungsmechanik. Bd. I. 1895. p. 473—577.
14. V. Hensen, Über das Auge einiger Cephalopoden. In: Diese Zeitschr. Bd. XV. 1865.
15. R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren.
I. Die Organe der Lichtempfindung bei den Lumbriciden. In: Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896.
II. Die Augen der Plathelminthen, insbesondere der tricladen Turbellarien. Ebenda. Bd. LXII. 1897.
V. Die Augen der polychäten Anneliden. Ebenda. Bd. LXV. 1899.
16. J. S. Hickson, The Eye of Spondylus. In: Quart. Journ. of Micr. Science. N. S. Vol. XXII. 1882. p. 362—364.
17. Th. H. Huxley, Morphology of the Cephalous Mollusca. In: Philosoph. Transact. Vol. CXLIII. Pt. 1. 1853. p. 29—65.
18. G. Jatta, I Cefalopodi viventi nel golfo di Napoli. In: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 23. Monographie. Berlin 1896.
19. G. Kalide, Vorläufige Mittheilungen über Studien am Gastropoden- und am Pectenauge. In: Zool. Anz. Bd. XI. Nr. 294 u. 295. 1888.
20. W. Keferstein, Malacozoa cephalophora. In: Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. III. 2. Theil. 1862—1866.
21. K. Kishinouye, Note on the Eyes of Cardium muticum Reeve. In: Journ. College of Science, Tokyo. Vol. VI. 1894. p. 279—285.
22. F. Kopsch, Mittheilungen über das Ganglion opticum der Cephalopoden. In: Internat. Monatsschrift für Anat. und Physiol. Bd. XVI. 1899.
23. A. Krohn, Fernerer Beitrag zur Kenntnis des Schneckenauges. In: Müller's Archiv. Jahrg. 1839. p. 332. Dazu Nachtrag in: Froriep's Neue Notizen. Bd. XXV. 1843. p. 41.
24. Ders., Über augenähnliche Organe bei Pecten und Spondylus. In: Müller's Archiv. Jahrg. 1840. p. 381—386.
25. M. v. Lenhossék, Zur Kenntnis der Netzhaut der Cephalopoden. In: Diese Zeitschr. Bd. LVIII. 1894. p. 636—660.
26. R. Leuckart, Zoologische Untersuchungen. III. Gießen 1854.
27. F. Leydig, Anatomische Bemerkungen über Carinaria, Firola und Amphicora. In: Diese Zeitschr. Bd. III. 1851. p. 325—332.
28. W. A. Nagel, Der Lichtsinn augenloser Thiere. Jena 1896.
29. G. H. Parker, The Retina and Optic Ganglia in Decapods, especially in Astacus. In. Mitth. aus d. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. XII. 1895. p. 1—73.
30. W. Patten, Eyes of Molluscs and Arthropods. Ebenda. Bd. VI. 1886. p. 542—756.
31. B. Rawitz, Der Mantelrand der Acephalen. I. Theil: Ostreacea. In: Jen. Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Bd. XXII. (N. F. XV.) p. 415—556.
32. Ders., Desgl. II. Theil. Ebenda. Bd. XXIV. (N. F. XVII.) p. 549—631.
33. Ders., Zur Physiologie der Cephalopodenretina. In: Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiolog. Abth. Jahrg. 1891. p. 367—372.
34. K. E. Schreiner, Die Augen bei Pecten und Lima. Bergens Museums Aarbog. 1896. Nr. 1.
35. M. Schultze, Die Stäbchen in der Retina der Cephalopoden und Heteropoden. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. V. 1869.

Erklärung der Abbildungen.

Abkürzungen:

D, dorsal; *I*, innen; *R*, rostral;
V, ventral; *A*, außen; *C*, caudal.

au, Auge;
bg, Bindegewebe;
bgf, Blutgefäß;
bgk, Kern einer Bindegewebszelle;
bk, Blutkörperchen;
bm, Basalmembran;
c, Cuticula;
circf, Cirkulärfasern;
cobg, bindegewebiger Theil der Cornea;
coep, Corneaepithel;
diz, distale Zelle (der Pecten-Retina);
dm, Deckmembran;
empl, Emplem;
ep, Epidermis;
g, Gehirn;
gm, Grenzmembran;
gopt, Ganglion opticum;
k, Kiel (des Heteropodenauges);
l, Linse;
lim, Membrana limitans;
$limz_1$, präretinale Limitanszelle;
$limz_2$, intraretinale Limitanszelle;
m, Muskel;
mbk, Kern eines Myoblasten;
mf, Muskelfaser;
n, Nerv;
ncz, Costalzelle;
nf, Nervenfaser;
nfi, Neurofibrille;
no, Sehnerv;
nsz, Nebensehzelle;
nszk, Kern einer Nebensehzelle;
nz_1, unipolare Nervenzelle;
nz_2, multipolare Nervenzelle;
pep, Pigmentepithel;
per, Periostracum;
pk, Kern einer Pigmentzelle;
pz, Pigmentzelle;
s, Septum;
sc, Septum cellulare;
st, Stäbchen;
sti, Stiftchensaum;
sz, Sehzelle;
szk, Kern einer Sehzelle;
ta, Tapetum;
tak, Kern des Tapetums;
zwk, Kern einer Zwischenzelle;
zws, Zwischensubstanz zwischen den Stäbchen (im Pectenauge);
zwz, Körper der Zwischenzelle.

Tafel XXV.

Figg. 1—6 beziehen sich auf Arca Noae.

Fig. 1. Zwei Einzelaugen, nach einem entpigmentirten Präparat. Links drei Kerne von Pigmentzellen (*pk*); links oben in der Ecke intercelluläre, schlingenförmig umkehrende Faser. Vergr. 850fach.

Fig. 2. Zwei Sehzellen; bei * ist die scharfe Abgrenzung des aufgetriebenen Schaltstückes gegen den hinteren verschmälerten Theil der Sehzelle, der die lichtrecipirenden Elemente enthält, deutlich. Vergr. 850fach.

Fig. 3. Querschnitte durch den inneren Abschnitt zweier Einzelaugen. Die Punkte an der Peripherie der Pigmentzellen (*pz*) und zwischen diesen und der Sehzelle sind die Querschnitte intercellulärer Fasern. Vergr. 850fach.

Fig. 4. Flächenschnitt durch ein Komplexauge. Bei *x* eine Stelle, wo zwei benachbarte Sehzellen nur durch eine Pigmentzelle getrennt sind. Vergr. 850fach.

Fig. 5. Radiärschnitt durch ein Komplexauge, um die intercellulären Fasern zu zeigen; nach einem entpigmentirten Präparat. Vergr. 850fach.

Fig. 6. Schnitt durch den Mantelrand, senkrecht zu dessen Längsrichtung, mit Auge. Vergr. 180fach.

Figg. 7—13 beziehen sich auf Lima squamosa.

Fig. 7. Ein Stück des Mantelrandes mit drei Augenflecken. Vergr. 4fach.

Fig. 8. Einzelner Augenfleck, nach dem frischen Präparat. Vergr. 80fach.

Fig. 9. Medianschnitt durch ein Auge, senkrecht zum Mantelrand; der Verlauf des Nervus opticus (*no*) zum Mantelnerven (*n*) ist nach einem anderen Schnitt eingezeichnet. Die Pfeile *Xa* und *Xb* zeigen die Richtung, in der die Querschnitte auf Fig. 10*a* und *b* senkrecht zur Ebene des Papiers geführt zu denken sind. Vergr. 70fach.

Fig. 10*a* und *b*. Zwei Querschnitte durch das Auge (Richtung der Pfeile X*a* und *b* in Fig. 9). Verg. 80fach.

Fig. 11*a* und *b*. Sehzellen und Pigment-(Sekret-)Zellen der Augenwand, *b* nach einem Präparat, das deutlich die Neurofibrille im Stäbchen und ihre Fortsetzung auf die Sehzelle zeigt. Vergr. 600fach.

Fig. 12. Pigment-(Sekret-)Zellen von der schmalen Außenkante des Auges, ohne eingestreute Sehzellen. Vergr. 600fach.

Fig. 13. Querschnitte durch die Stäbchen; in *b* ist die Neurofibrille auf dem Querschnitt deutlich; die Masse des Emplems zwischen den Stäbchen ist hier etwas geschrumpft. Vergr. 700.

Figg. 14—33 beziehen sich auf Pecten und Spondylus.

Fig. 14. Schema des Auges von *Pecten jacobaeus* im Medianschnitt, mit möglichster Anlehnung an die Präparate. Vergr. etwa 160fach.

Tafel XXVI.

Fig. 15. Auge von *P. tigrinus* im Medianschnitt. Das mit * bezeichnete Stäbchen enthält zwei Neurofibrillen. Vergr. 520fach.

Fig. 16. Auge von *Spondylus gaederopus* im Medianschnitt. Vergr. 435fach.

Fig. 17*a—e*. Zellen aus der Linse von *P. jacobaeus*, mit Radiensystem. In *d* ist die Zellmembran vom Plasma abgehoben, die Radien sind an ihr haften geblieben und durchsetzen den Spalt. Vergr. 800fach.

Fig. 18*a*. Äußerster Schnitt durch die Vorderfläche der Linse von *P. maximus*, senkrecht zur Sehachse, mit den sich kreuzenden Muskelfasern. Vergr. 280fach. *b*, Rand eines weiter innen gelegenen Linsenschnittes mit den Muskelfasern. Vergr. 600fach. *c*, Myoblast mit einem Stück der zugehörigen Muskelfaser von der Vorderfläche der Linse. Vergr. 600fach. *d*, Medianschnitt durch die Cornea und den äußersten Theil der Linse, um die Myoblastenkerne und deren Unterschied gegen die Kerne der Linsenzellen zu zeigen. Vergr. 520fach.

Fig. 19. Seitlicher Schnitt durch das celluläre Septum von *Spondylus*, parallel der Augenachse; zwischen den schräg getroffenen Zellen des Septums sieht man die Intercellularlücken und in jeder den Schrägschnitt durch eine Nervenfaser; am inneren Rande sind Nervenfasern auf längere Erstreckung sichtbar. Vergr. 600fach.

Fig. 20. Retina von *P. aratus* im Medianschnitt; die Zwischensubstanz zwischen den Stäbchen ist in diesem Präparat nicht erhalten. Vergr. 520fach.

Fig. 21. Linke Hälfte eines Medianschnittes durch die Retina von *P. aratus*; das mit * bezeichnete Stäbchen enthält zwei Neurofibrillen. Vergr. 600fach.

Fig. 22. Zwei Stäbchenzellen aus den Seitentheilen der Retina von *P. aratus*. Vergr. 600fach.

Fig. 23. Querschnitte durch die Stäbchenzellen von *P. aratus*, aus einem seitlichen Schnitt durch die Retina. Die mit * bezeichnete Sehzelle enthält zwei Neurofibrillen. Vergr. 800fach.

Fig. 24. Distale Zellen der Retina von *P. maximus* im Medianschnitt; dazwischen drei Zwischenzellen. Vergr. 800fach.

Fig. 25. Ende distaler Zellen der Retina von *P. jacobaeus* im Medianschnitt. Vergr. 800fach.

Fig. 26. Distale Zellen der Retina von *Spondylus*, mit Centralkörperchen (?) neben dem Kern. Vergr. 800fach.

Fig. 27. Linker Rand eines Medianschnittes durch die Retina von *P. pusio*. Vergr. 800fach.

Tafel XXVII.

Fig. 28. Theil eines Medianschnittes durch die Retina von *P. jacobaeus*. Stäbchen etwas schematisch. Der distale Nerv (*n*) hat das Septum durchbohrt, ist aber noch durch eine dünne Lage desselben, die von den einzelnen Nervenfasern durchbohrt wird, von der Retina getrennt. Vergr. 800fach.

Fig. 29. Rand eines Medianschnittes durch die Retina von *P. jacobaeus*; zeigt das Verhalten der Fasern in der Randzone. Vergr. 800fach.

Fig. 30 und 30*b*. Stücke aus einem Medianschnitt durch die Retina von *Spondylus*. Vergr. 600fach.

Fig. 31*a* und *b*. Schnitte durch die Stäbchenregion von *P. jacobaeus*. *a*, näher den Stäbchenzellen, *b*, näher der Deckmembran. Vergr. 700fach.

Fig. 32. Stäbchen, Tapetum mit Kern und Pigmentepithel aus einem Medianschnitt durch das Auge von *P. jacobaeus*. Die Stäbchen und die Zwischensubstanz zwischen ihnen etwas schematisch. Vergr. 600fach.

Fig. 33. Kern des Tapetums von *P. jacobaeus* auf einem Schnitt senkrecht zur Sehachse. Vergr. 600fach.

Figg. 34—82 beziehen sich auf Heteropoden-Augen; die Schnitte senkrecht zur hinteren Kante der Augen (dorsoventrale Längsschnitte) sind alle so orientirt, dass die Dorsalseite (*D*) links, die Ventralseite (*V*) rechts liegt; die arabischen Ziffern bedeuten die Nummern der Sehzellgruppen in der Retina.

Figg. 34—56 beziehen sich auf Carinaria mediterranea.

Fig. 34. Kopf des Thieres mit den Augen, von der Dorsalseite. Natürl. Größe.

Fig. 35. Rechtes Auge, von der dorsalen Seite gesehen, unter mäßigem Druck gezeichnet. Vergr. 20fach.

Fig. 36. Das gleiche von der ventralen Seite eben so.

Fig. 37. Querschnitt durch das Auge in der Höhe des Pfeiles *XXXVII* in Fig. 35. Das Emplem ist nicht eingezeichnet. Vergr. 35fach.

Fig. 38. Dessgleichen in der Höhe des Pfeiles *XXXVIII*. Der äußerste und innerste Theil der Retina sind durch den Schnitt getroffen; die punktirte Linie deutet den Verlauf der übrigen Retina an, auf die Schnittebene projicirt. Vergr. 35fach.

Tafel XXVIII.

Fig. 39. Dorsoventraler Längsschnitt durch das Auge, etwas schematisch. Die Nebensehzellen der ventralen Wand sind nicht eingezeichnet. Vergr. 35fach.

Fig. 40. Zellen der Pigmenthaut, nahe dem Cornearande, mit bürstenartig aufsitzenden Bündeln von Sekretfäden. Vergr. 400fach.

Fig. 41. Querschnitt durch die ventrale Augenwand, aus einem Längsschnitt durch das Auge (an der Stelle *XL1* in Fig. 39). Vergr. 400fach.

Fig. 42. Flächenschnitt durch die gleiche Stelle der ventralen Augenwand. Links geht der Schnitt ein Stück weit durch die inneren Theile des pigmentirten Epithels (*pep*); im größten Theile des Schnittes sind jedoch von den Epithelzellen nur die zu säulenförmigen Gruppen vereinigten Basaltheile getroffen. theilweise gerade in der Gegend, wo sie die Kerne (*pk*) enthalten; sie erscheinen als dunkle Inseln zwischen den multipolaren Nervenzellen. Vergr. 400fach.

Fig. 43. Hinterkante des Auges, senkrecht zu ihrer Längsrichtung geschnitten, dorsale Seite. Ein Kiel ist deutlich abgesetzt. Man sieht aus dem dorsalen Epithel ein Nervenbündel (*) kommen, welches dann in das Bindegewebe (**) umbiegt; seine Fasern (***) verlaufen weiterhin nahe der Oberfläche der Hüllhaut. In der Serie lässt sich der Zusammenhang der besternten Nervenzüge leicht nachweisen. Vergr. 300fach.

Fig. 44. Ein Stück der hinteren Kante des Auges, von der Dorsalseite gesehen; nach einem frischen Präparat. Man sieht das ziemlich oberflächlich gelegene Nervengeflecht (*** der vorigen Figur), darunter den Zellstrang (nz_1 der vorigen Figur). Vergr. 90fach.

Fig. 45. Das gleiche; durch Behandlung des überlebenden Auges mit Methylenblau haben sich einzelne Fasern des Nervengeflechtes gefärbt. Der Zellstrang ist als leicht gefärbtes Band sichtbar. Vergr. 90fach.

Fig. 46. Schnitt durch die Retina, senkrecht zu ihrer Längserstreckung, ventrale Seite der hinteren Augenkante. Rechts oben würde sich etwa Fig. 41 anschließen. Vergr. 400fach.

Fig. 47. Ende zweier Sockel, von einem Schnitt wie Fig. 46. *a*, nach einem Sublimatpräparat; *b*, nach einem Formolpräparat. Vergr. 800fach.

Fig. 48. Ende von vier Sockeln auf einem Schnitt senkrecht zur Augenachse. Vergr. 800fach.

Fig. 49. Die Sockel einer Gruppe auf einem Schnitt wie vorher, um ihre seriale Anordnung senkrecht zur Erstreckung der Retina zu zeigen. Vergr. 600fach.

Fig. 50. Schnitt durch die Retina senkrecht zu ihrer Längsrichtung, im äußeren Winkel des Auges. Der Kiel ist hier deutlich abgesetzt. Vergr. 180fach. (Die Pfeile *x* und *y* deuten die Grenzen von Fig. 51 an.)

Tafel. XXIX.

Fig. 51. Ein Stück, wie es durch die Pfeile *xy* aus der vorigen Figur ausgeschnitten wird, stärker vergrößert, um die Retinazellen der dritten Gruppe (*3*) zu zeigen. Vergr. 650fach.

Fig. 52. Schnitt durch die Retinazellen der dritten Gruppe im äußeren Zipfel der Retina; der Schnitt läuft den Pfeilen *xy* in Fig. 50 parallel, senkrecht zu den beiden vorigen Figuren. Rechts ist eine der Retinazellen gerade an ihrer dorsalen Fläche gestreift, so dass ihr Stiftchenbesatz quer durchschnitten ist. Vergr. 650fach.

Fig. 53. Nebensehzellen aus dem äußeren Winkel des Auges, in der Nachbarschaft der Retina gelegen. Vergr. 600fach.

Fig. 54. Kleine Pigmentlücke von der ventralen Augenwand; *, der helle Streifen, der sich von dort nach hinten zieht und dem Körper der die Lücke durchbrechenden Nebensehzelle entspricht. Vergr. etwa 300fach.

Fig. 55. Nebensehzellen auf einem Schnitt durch die ventrale Augenwand (dorsoventraler Längsschnitt durch das Auge). Vergr. 450fach.

Fig. 56. Nebensehzellen von der dorsalen Augenwand, dicht beim Hinterrand des Fensters. Richtung des Schnittes wie bei voriger Figur. Vergr. 400fach.

Figg. 57—65 beziehen sich auf Pterotrachea mutica.

Fig. 57. Rechtes Auge von der dorsalen Seite gesehen, in seiner Kapsel, mit den ansetzenden Muskeln; für die römischen Ziffern an den Muskeln vgl. den Text. Die Pfeile *LIX* bezw. *LX* bezeichnen die Richtung der Schnitte, die in Fig. 59 und 60 dargestellt sind. Vergr. 65fach.

Fig. 58. Dasselbe von der ventralen Seite. Vergr. 65fach.

Fig. 59. Schnitt durch das Auge, etwa senkrecht zur hinteren Kante (dorsoventraler Längsschnitt), in der Richtung von Pfeil *LIX* in Fig. 57, senkrecht zur Papierebene. Etwas schematisch. Vergr. 90fach.

Fig. 60. Querschnitt durch das Auge, in der Richtung von Pfeil *LX* in Fig. 57, senkrecht zur Papierebene. Vergr. 90fach.

Figg. 61 und 62. Unipolare und multipolare Nervenzellen aus dem Gebiete des dorsalen Fensters, nach Methylenblaupräparaten; die benachbarten Theile der pigmentirten Augenwand sind durch einen leichten Ton angedeutet. In den kleinen Skizzen der Augen sind die abgebildeten Stellen umrandet. Vergr. 300fach.

Tafel XXX.

Fig. 63. Lücken in der Pigmentwand des Auges von der Dorsalseite. Vergr. 300fach.

Fig. 64. Dessgl., von der ventralen Wand. Vergr. 280fach.

Fig. 65. Schnitt durch die Augenwand (dorsoventraler Längsschnitt durch das Auge) mit Nebensehzellen; nach außen von diesen liegen unipolare Ganglienzellen (nz_1). Vergr. 210fach.

Figg. 66—79 beziehen sich auf Pterotrachea coronata.

Fig. 66. Rechtes Auge von der dorsalen Seite gesehen. Der Pfeil *LXIX* giebt die Schnittrichtung des in Fig. 69 abgebildeten Querschnittes. Vergr. 30fach.

Fig. 67. Das Gleiche von der ventralen Seite. Vergr. 30fach.

Fig. 68. Längsschnitt durch das Auge, schematisch. Die Muskeln (*m*) am ventralen Rande der Cornea würden auf einem so geführten Schnitt nicht mehr getroffen sein; sie liegen an der äußeren Kante des Auges und dehnen sich zwar noch auf die Dorsal- und Ventralseite aus, reichen aber nicht bis zur Mitte derselben. Die Linien *uv*, *rs* und *xy* geben die Lage derjenigen durch die Fenster einfallenden Lichtstrahlen an, die der Retina am nächsten kommen. >< Stelle des schmalen hinteren Fensters auf der Dorsalseite. Vergr. 45fach.

Fig. 69. Querschnitt durch das Auge in der Richtung des Pfeiles *LXIX* an Fig. 66. Die Ausbuchtung bei >< entspricht der Wandverdünnung des schmalen hinteren Fensters der dorsalen Wand. Vergr. 65fach.

Fig. 70. Intraepitheliale multipolare Ganglienzellen aus der dorsalen Augenwand, nach einem Methylenblaupräparate; die nebenstehende Skizze zeigt ihre Lage. Vergr. 200fach.

Fig. 71. Muskelzellen aus der dorsalen Augenwand, nach einem Methylenblaupräparate; der durch einen leichten Ton angegebene pigmentirte Streifen entspricht der Stria opaca des dorsalen Fensters. Vergr. 65fach.

Fig. 72. Plättchen der Retinazellen, mit den benachbarten Theilen der

Sockel, von ihrer Breitseite aus gesehen. Pfeil *LXXIII* giebt die Schnittrichtung von Fig. 73. Vergr. 1000fach.

Fig. 73. Schnitt durch die neben einander stehenden Plättchenreihen, senkrecht zur Richtung des vorigen in der Ebene des Pfeiles *LXXIII*. Vergr. 1000fach.

Fig. 74. Ein kleiner Bezirk von Bindegewebe aus dem Kiel des Auges. Vergr. 1000fach.

Tafel XXXI.

Fig. 75. Schnitt durch Kiel und Retina senkrecht zu deren Längsrichtung. um die Bindegewebselemente in beiden zu zeigen. Vergr. 280fach.

Fig. 76. Pigmentlücken nahe der hinteren Grenze des ventralen Fensters. Vergr. 85fach.

Fig. 77. Zwei Pigmentlücken von der ventralen Seite, stärker (400fach vergrößert.

Fig. 78. Pigmentlücken hinter dem dorsalen Fenster; in der rechts danebenstehenden Skizze zeigt das dunkel getönte Rechteck die Lage. Vergr. 400fach.

Fig. 79. Dorsale Augenwand hinter dem Fenster, senkrecht zur Augenachse geschnitten; zeigt die Nebensehzellen und nach außen davon Kerne unipolarer Nervenzellen (nz_1). Vergr. 700fach.

Figg. 80—82 beziehen sich auf Oxygyrus keraudreinii.

Fig. 80. Rechtes Auge von der Ventralseite gesehen. Vergr. 60fach.

Fig. 81. Dorsoventraler Längsschnitt durch das Auge. Vergr. 70fach.

Fig. 82. Retina, Kiel und Sehganglion, nahe der äußeren Augenkante senkrecht zur Längsrichtung der Retina geschnitten; die beiden punktirten Linien (*no*) zeigen den auf den Nachbarschnitten verfolgbaren Verlauf des Sehnerven zum Ganglion. Vergr. 115fach.

Figg. 83—91 beziehen sich auf die Retina der Cephalopoden.

Fig. 83. Querschnitt durch die Retina eines jungen *Sepia*-Embryos. *a*, mehr gegen den Rand, *b*, aus der Mitte der Retina. Vergr. 500fach.

Fig. 84. Querschnitt durch die Retina von einem etwas älteren *Sepia*-Embryo; bei + ist ein Kern auf der Durchwanderung durch die Basalmembran begriffen. Vergr. 500fach.

Fig. 85. Basalmembran von *Sepia elegans* im Flächenschnitt; links sind die Querschnitte der Sehzellen mit ihren Neurofibrillen eingezeichnet. Vergr. 700fach.

Tafel XXXII.

Fig. 86 *a* und *b*. Querschnitte durch die Retina von *Eledone moschata* ohne die Stäbchenregion, um das Verhalten der Basalmembran und ihre Verbindung mit dem Bindegewebe außen von der Retina zu zeigen. Vergr. 700fach.

Fig. 87. Theil eines entpigmentirten Querschnittes durch die Retina von *Illex coindetii*, zeigt einige durch die Basalmembran hindurchragende Limitanszellen. Vergr. 700fach.

Fig. 88. Theil eines entpigmentirten Querschnittes durch die Retina von *Scaeurgus tetracirrus*; an der gezeichneten Stelle haben sich in Folge eines Risses die intraepithelialen Theile der Retinazellen zwischen den Limitanszellen herausgezogen; die Basalmembran (*bm*) ist mit dem darunter liegenden Bindegewebe im Zusammenhang geblieben. Vergr. 800fach.

Fig. 89. Inneres Ende der Stäbchenzone aus der Retina von *Illex coindetii*. Vergr. 800fach.

Fig. 90. Vorderwand des Auges von *Loligo vulgaris*, von innen gesehen; es folgen sich von der Mitte gegen die Peripherie: die Linse (*l*), das rothbraune Corpus epitheliale (*cep*), die schwarze präretinale Zone (*prz*) und die hellgraue Retina. Natürliche Größe.

Fig. 91. Schema des Baues der *Cephalopoden*-Retina: es sind drei Sehzellen dargestellt (die Zellkörper nach v. LENHOSSÉK), zwischen denen vier Limitanszellen liegen; die Sehzellen tragen die Stäbchen, zwischen denen hindurch von den Limitanszellen Sekretfäden zu der Limitans gehen. Stäbchen und Sehzelle sind von einer geschlängelten Neurofibrille durchzogen, die innen zu einem Knöpfchen verdickt ist, außen in die von der Sehzelle ausgehende Nervenfaser eintritt. Nach außen von den Limitanszellen liegt die Basalmembran, durch welche die linke Limitanszelle hindurchragt. Die Pigmentirung zeigt in den drei Stäbchen verschiedene Zustände: rechts ist das gewöhnliche Verhalten bei den pelagischen und der Zustand der Dunkelretina bei den littoralen Formen dargestellt; das linke Stäbchen zeigt den Zustand der belichteten Retina der littoralen Formen außerhalb des hellen Streifes, das mittlere stellt das Gleiche dar im hellen Streif, wo das Knöpfchen der Neurofibrille pigmentfrei ist.

Nachtrag zu den „Experimentellen Untersuchungen an meroblastischen Eiern“.

Von

Wl. Schimkewitsch
(St. Petersburg).

Bezüglich einiger Angaben, die Färbung von Loligo-Eiern intra vitam betreffend, welche in meiner Arbeit (diese Zeitschr. Bd. 67 p. 493 und 496) mitgetheilt wurden, ist eine wesentliche Berichtigung nachzutragen. Zu der Zeit, wo die Merocyten sich auf Kosten des Dotters besonders lebhaft ernähren, färben sie sich in der That unter der Einwirkung des Methylenblaus intra vitam homogen; das Protoplasma wird dabei manchmal intensiver gefärbt als der Kern. Was nun die Färbung intra vitam der übrigen Zellen betrifft, so wird diese nicht, wie ich annahm, durch die Färbung der Chromatinkörnchen bedingt, sondern beruht auf einer ganz eigenartigen Erscheinung. Es zeigen sich nämlich in der Nähe des Kerns kleine Körnchen, welche demselben Anfangs dicht anliegen, in späteren Entwicklungsstadien aber, wenn sie größere Dimensionen annehmen und in beträchtlicheren Mengen auftreten, sich in den verschiedensten Partien der Zelle vorfinden. Es ist außerordentlich wahrscheinlich, dass diese Körnchen Partikel des Dotters darstellen, welche unter der Einwirkung der assimilirenden Thätigkeit des Kerns eine Metamorphose durchgemacht haben. Der Dotter normaler und durchaus gesunder Eier wird sowohl durch Methylenblau wie auch durch Neutralroth nur in geringem Grade gefärbt, während die oben erwähnten Körnchen unter der Einwirkung dieser beiden Farbstoffe eine außerordentlich intensive Färbung aufweisen. Bei Zusatz von Sublimat und Essigsäure setzt sich das Methylenblau in diesen Zellen in Gestalt von Stäbchen ab, welche durch ihre Form oft an Chromosomen erinnern. Diese Körnchen sind in den Zellen des Keimes fast bis zu dessen letzten Entwicklungsstadien zu finden, und persistiren am längsten im Epithel der

Ventralseite des Rumpfes und Mantels, ferner im Epithel des Trichters wie der inneren Oberfläche der Arme, und eben so im Epithel der Kiemen und Flossen. Eine intravitale Färbung zeigen auch die Granulationen in den jungen Chromatophoren und die Flimmerzellen, welche ziemlich früh in dem äußeren Epithel des Mantels des Embryo in Gestalt isolirter, aus einer, zwei oder mehr Zellen bestehender Inselchen auftreten. Das Neutralroth, welches ebenfalls die Körnchen der oben erwähnten Zellen wie auch die jungen Chromatophoren färbt, wirkt auch in späteren Stadien der Entwicklung noch auf den (wahrscheinlich drüsigen) Inhalt der Epithelzellen der dorsalen und der lateralen Oberfläche des Mantels, der Seitenflächen des Rumpfes wie der äußeren Oberfläche der Arme; eben so giebt das Neutralroth in diesen Stadien eine Färbung intra vitam der Zellen des Unterhautbindegewebes, indem es sowohl die Kerne dieser Zellen, wie auch ihr Protoplasma färbt. Der drüsige Inhalt der Epidermiszellen wird auch durch Methylenblau schwach gefärbt.

Es ist vollkommen richtig (p. 493, Anmerkung), dass die Färbung intra vitam mit Methylenblau die Möglichkeit giebt, das allererste Auftreten der Organe festzustellen, indem die erste Anlage der meisten Organe sich vor Allem durch stärkeres Auftreten der erwähnten Körnchen in den Zellen des betreffenden Körpertheils kund giebt, d. h. durch erhöhte Ernährung der Zellen der zukünftigen Anlage.

St. Vaast, August 1900.

Beiträge zur Histologie und Embryologie des Vorderdarmes der Vögel.

I. Vergleichende Morphologie des feineren Baues.

Von

K. E. Schreiner

(aus Christiania).

Mit Tafel XXXIII—XXXVIII und 11 Figuren im Text.

Einleitung.

Vorliegende Untersuchungen über den Vorderdarm der Vögel waren Anfangs nicht zur Veröffentlichung bestimmt, nur als ein Praktikum während des Studiums von Prof. Oppel's Lehrbüchern der vergleichenden mikroskopischen Anatomie, um dem Verfasser Gelegenheit zu geben, sich ein selbständiges Urtheil über diese Sachen bilden zu können.

Bald brachte mir doch das Durchgehen meines Materials neue Details, denen ich weiter zu folgen für lohnenswerth hielt.

Wenn Fürbringer in seiner großen Arbeit über die Morphologie der Vögel Folgendes sagt: »Es ist klar, dass die morphologische Ausbeute, welche eine an Vögeln angestellte Untersuchung gewährt, nur eine bescheidene sein kann. Bei einer Abtheilung, welche bei aller Höhe und allem Reichthum der Ausbildung doch nur eine sehr einseitige und in ihren Bahnen bereits sehr bestimmte Entwicklungsrichtung des Sauropsidenstammes zur Erscheinung bringt, wird man von vorn herein auf jene unendliche und immer von Neuem den Untersucher entzückende und fesselnde Mannigfaltigkeit und größere Freiheit bedeutsamer Differenzirungen verzichten müssen, welche die niederen Formen der Wirbelthiere oder gar der noch tiefer stehenden Thiere darbieten« (VIII, p. 839), dann gelten diese Worte um so mehr in Rücksicht auf eine Reihe von Untersuchungen, deren Material eng beschränkt ist, und die nur einen Theil eines einzelnen Organsystems umfassen.

Wenn ich jetzt diese Untersuchungen veröffentliche, dann geschieht es mit voller Klarheit über die starke Begrenzung ihres Werthes, aber auch in der Hoffnung, dass sie einige Lücken in unseren Kenntnissen dieser Verhältnisse auszufüllen vermöchten.

Während dieser erste Theil die vergleichend-histologischen Untersuchungen, zwischen denen nur einige embryologische Data aufgenommen sind, da fötale und postfötale Entwicklung oft in einander übergehen, umfasst, wird der folgende Theil sich mit der Entwicklung des Vorderdarmes eingehender beschäftigen.

Um die Übersicht zu erleichtern, habe ich, so weit es möglich war, den Stoff in drei Abschnitte zu theilen versucht. Was die historischen Übersichten betrifft, muss ich hervorheben, dass diese lange nicht erschöpfend sind. Nachdem in OPPEL's Lehrbüchern Jedem in dieser Hinsicht ein so ergiebiges Material zur Verfügung steht, finde ich es unnöthig, jene in zu großer Breite zu behandeln, obwohl der Untersucher selbst nicht versäumen darf, sich mit der einschlägigen Litteratur genau bekannt zu machen. Wo auch in anderen Specialarbeiten ausführliche Litteraturübersichten sich finden (z. B. bei CAZIN über den Magen) habe ich nur das absolut Nothwendigste, sowohl in meine Übersicht als in mein Verzeichnis aufgenommen.

Die Arbeit wurde von mir im Wintersemester 1899—1900 im anatomischen Institut zu Würzburg ausgeführt. Für den mir hier mit größter Bereitwilligkeit überlassenen Platz im Laboratorium, sowie für die große Liebenswürdigkeit, mit welcher er mich während dieser Arbeit sowohl durch seinen werthvollen Rath, wie durch die Erlaubnis zur ausgedehnten Benutzung seiner Bibliothek in jeder Weise unterstützt hat, erlaube ich mir an dieser Stelle Sr. Excellenz Herrn Geheimrath VON KÖLLIKER meinen ehrerbietigsten Dank auszusprechen. Eben so bin ich Herrn Professor STÖHR für seine meiner Arbeit zu großem Vortheil gereichenden Winke in hohem Maße verpflichtet. Herrn Prosektor Dr. BRAUS, der die ganze Zeit mich mit größter Freundlichkeit und Aufwendung selbstloser Mühe geleitet hat, kann ich nicht genug danken.

I. Oberflächenepithel und Drüsen.

A. Ösophagus.

Historische Übersicht. Das Epithel der Ösophagusschleimhaut zeigt bei *Anser domesticus* nach LEYDIG (XVII, 1854) deutlich eine untere noch weiche, wenig verhornte und eine äußere stärker verhornte Schicht. Die

Schleimdrüsen sind nicht wie bei Säugern von traubenförmiger Gestalt, sondern haben die Form von runden Säcken und besitzen radiär gestellte Scheidewände, so dass sie sich wie Schlauchdrüsen, die von einer gemeinsamen Hülle umgeben sind und in einen Punkt ausmünden, ausnehmen.

In der Histologie von LEYDIG (XVIII, 1857) finden sich auch einzelne Bemerkungen über den Schlund der Vögel. Im Plattenepithel desselben findet er, dass die Zellen Fettpünktchen zum Inhalt haben, die namentlich im Kropfe (z. B. der Taube) sehr zahlreich werden. Die Schleimhaut zeigt sich sehr konstant mit Drüsen versehen. Bei Strix passerina sind sie am Beginne des Schlundes äußerst zahlreich und stellen längliche Schläuche dar, beim Reiher (Ardea cinerea) sind sie kürzer, aber dicht an einander gedrängt, beim Auerhahn rücken sie ziemlich weit von einander weg, bei der Taube treten sie erst gegen den Kropf hin auf und sind hier von der Form einfacher oder mit Septenbildungen ausgestatteter Beutel.

HASSE (XIII, 1865) untersuchte die Taube. Nach einer Schilderung der makroskopischen Anatomie des Ösophagus, zu welchem er auch, wie HUXLEY, den Drüsenmagen rechnet (eine Auffassung, die er jedoch in seiner nächsten Arbeit als einen Irrthum bezeichnet), folgt die Beschreibung des mikroskopischen Baues. Von Drüsen ist in der Schleimhaut des Kropfes und im Ösophagus superior keine Spur vorhanden (entgegen LEYDIG's früheren Angaben). Ösophagus inferior ist dagegen reich an Drüsen. Was diese betrifft, so haben sie das Aussehen einer bauchigen Flasche mit langem, engem Halse. Der Ausführungsgang ist lang und schmal, zeigt dasselbe pflasterförmige Epithel, wie die Schleimhaut. Das secernirende Organ zeichnet sich durch eine reiche Faltung aus. »Das Epithel der Drüsensubstanz ist ein pflasterförmiges. Es sitzt den Faltungen in einfacher Reihe unmittelbar auf und scheint in lebhafter Vermehrung begriffen, denn man sieht den Raum zwischen dem Epithel zweier Falten vollkommen, ohne auch nur den geringsten Zwischenraum zwischen sich zu lassen, von polygonalen Zellen ausgefüllt« (p. 118). Der Kern scheint in den meisten Fällen der einen Wand anzuliegen. — Die Veränderungen des Kropfes während der Brutzeit werden so geschildert.

Nach GRIMM (XII, 1866) haben die Drüsen des Huhns eine mehr oder weniger birnförmige Gestalt und bestehen aus vielen cylindrischen Schläuchen, welche, einer dicht neben dem anderen gelagert, den gerade zur Oberfläche aufsteigenden Ausführungsgang umgeben und in ihn einmünden. Die einzelnen Schläuche sind durchgehend von einem Cylinderepithel ausgekleidet und von einer strukturlosen Membran umhüllt, während die Ausführungsgänge eine Schicht abgeplatteter Zellen besitzen. Das Epithel der Schleimhaut ist ein geschichtetes Pflasterepithel. Im Kropfe fehlen die Drüsen. Der Ösophagus von Haliaetus albicilla (Fischadler) unterscheidet sich nur wenig von dem des Huhnes. Doch fehlen Kropf und Drüsen.

KLEIN (XVI, 1871) findet beim Huhn die Schleimhaut von einem geschichteten Pflasterepithel bedeckt, die obersten Zellen tafelförmig, durch eine breite Zwischensubstanz von einander geschieden; die Zellen der mittleren Lagen sind polyedrisch, die der tiefsten Schicht rundlich. Die Drüsen sind Schläuche, die in der Mucosa sitzen, in ihrem Grunde zeigen sie fünf bis sieben und noch mehr halbkugelige Ausbuchtungen, so dass sie acinösen Drüsen ähnlich sehen. An gehärteten Präparaten trifft man die Cylinderzellen der Drüse gewöhnlich leer, nur der abgeplattete Kern ist zurückgeblieben. Im Kropfe ist das Epithel wie im Ösophagus, die Drüsen fehlen hier.

Nach Renaut (XXVIII, 1879) sind die Ösophagusdrüsen der Raubvögel (Thurmfalke) einfache Beutel, deren Fundus glatt und von klaren, cylindrischen Zellen austapeziert ist. Bei den Enten ist die Epitheloberfläche der Drüsen durch Falten, die unvollständige Scheidewände bilden, vergrößert.

Die nächste Arbeit, die sich mit dem Baue des Ösophagus beschäftigt, ist von Postma (XXVI, 1887) geliefert. Die von ihm untersuchten Vögel sind: Larus argentatus, Alcedo ispida, Cypselus apus, Nucifraga caryocatactes, Turdus merula und die Taube. Bei Larus und Alcedo sind die Drüsen einfach tubulös, mit wenig verengtem Halse, bei Cypselus sehr zahlreich, tubulös, mit einem sehr engen, langen Halse. Bei Nucifraga sind zahlreiche Drüsen auf den unteren Theil des Ösophagus beschränkt, ihr Bau stimmt mit dem der bei der Taube vorkommenden überein. Bei Turdus findet man im ganzen Ösophagus kleine tubulöse Schleimdrüsen. Während man bei Larus über die ganze Wand des Ösophagus, sowohl am Anfang als am Ende desselben, Drüsen begegnet, kommen sie bei der Taube dagegen nur auf den Falten vor in dem Theile des Ösophagus, der zwischen Drüsenmagen und Ausmündung des Kropfes liegt. Der Bau der Drüsen ist auch von dem derjenigen bei Larus verschieden. Hier sind dieselben lange oder ovale Drüsen, deren Lumen durch fünf bis acht Zwischenwände in Abtheilungen zerlegt wird. Die Drüsenzellen sind cylindrisch, haben einen hellen Inhalt und einen runden oder ovalen Kern. Der Drüsenhals ist, wie die Oberfläche der Schleimhaut, mit Pflasterzellen ausgekleidet.

In der Arbeit von Cazin (IV, 1887) über den Magen der Vögel findet man zwei Zeichnungen von dem unteren Theile des Ösophagus von Chelidon urbica (Fig. 12 und 13) ohne Beschreibung.

Teichmann (XXXI, 1889) bringt in einer Arbeit, deren Aufgabe hauptsächlich eine physiologische war — die Wirkung des Kropfdrüsensekrets auf die Nahrung — auch einige anatomische Angaben über die Drüsen der Taube. Er findet dieselben nur in der Gegend, wo der Kropf in den unteren Theil der Speiseröhre übergeht, und hier nur in den Leisten koncentrirt, während die Strecke zwischen zwei Leisten drüsenfrei ist. Diese Leisten unterscheiden sich von den Falten des Kropfes und der Speiseröhre dadurch, dass sie beim Ausdehnen des Gewebes nicht verstreichen. Wo die Leisten im unteren Theile der Speiseröhre enden, kommen die Drüsen überall in der Wand zerstreut vor, sind aber hier kleiner. Die Drüsen gehören zur Klasse der zusammengesetzt-schlauchförmigen. Das Epithel ist ein einschichtiges, hochcylindrisches. Die Zellengrenzen sind sehr deutlich, nur das obere, dem Lumen zugewandte Ende der Zellen erscheint nicht scharf abgegrenzt. Der Ausführungsgang liegt gleichsam in dem umliegenden Epithel eingegraben. In dem Ösophagus der Krähe und im Kropfe des Huhns meint der Verfasser dieselben Drüsenformen wie bei der Taube gefunden zu haben.

Rubeli (XXIX, 1890) untersuchte Huhn und Taube. Die Drüsen des ersteren charakterisiren sich als niedrige Taschen mit engem, kurzem Halse und weitem Bauche, deren Wand mit kleinen, etwas schlankeren, sekundären Taschen dicht besetzt ist. In diesen ist in der Regel kein weiteres Lumen vorhanden, um so geräumiger ist der centrale gemeinsame Sammelraum. An derjenigen Seite des Drüsenkörpers, welche an das Oberflächenepithel heranreicht, fehlen die sekundären Taschen, die einfache Wand wird aber von richtigen sekretorischen Zellen bekleidet. Der centrale Sammelraum setzt sich durch ein kurzes,

trichterförmiges Stück, in dem die sekretorischen Zellen allmählich niedriger, zuletzt kubisch werden, bis ungefähr in die Mitte des Oberflächenepithels fort; von hier an führt ein ziemlich gleich eng bleibender Gang bis zur Oberfläche. Dieses letzte Stück wird von geschichtetem Pflasterepithel ausgekleidet. Die eigentlichen Sekretionsepithelien sind cylindrisch, sehr lang und schmal, besitzen einen wandständigen Kern und zeigen mitunter sehr schön gebogene Fußfortsätze, welche sich der Wand entlang erstrecken. In den Lumina der Nebentaschen und im Sammelraume zeigt sich eine Masse, die aus Zellen und Kernen besteht. Bei der Taube haben die Drüsen ganz denselben Bau wie beim Huhn, sind aber erheblich kleiner. Das Oberflächenepithel ist bei den beiden ein geschichtetes Pflasterepithel.

Bei GADOW (IX, 1891) finden sich nur einzelne histologische Angaben. Die innerste Schicht der Schlundwand, die »Mucosa«, besteht aus vielfach geschichtetem Epithel. Ist die Speiseröhre weit und für die Aufnahme großer Beute, wie Fische, eingerichtet, so ist die Mucosa sehr dick. Die tiefer liegenden Epithelzellen sind rundlich und haben deutliche Kerne; die mehr oberflächlichen Lagen bestehen aus platten Pflasterzellen. In dieser Mucosa kommen zahlreiche, dicht neben einander liegende Drüsen vor; es sind sehr einfach gebaute Schleimdrüsen.

Nach VOGT und YUNG (XXXII, 1889—1894) besteht die innere Schleimhaut bei der Taube aus zahlreichen Schichten von Zellen, die am Grunde runde Kerne zeigen, welche sich leicht mit Karmin färben, während die Kerne der oberflächlichen, verhornten Zellen abgeplattet sind und auf den Farbstoff nicht reagiren.

In der Schleimhaut finden sich Drüsen, die mit zahlreichen Öffnungen ausmünden.

Die letzte und auch ausführlichste Arbeit ist von BARTHELS (I, 1895) geliefert. Seine Funde werden im Anschlusse an die meinigen später genauer erwähnt. Aus seiner Zusammenfassung möchte ich Folgendes wiedergeben: Die Histologie des Ösophagus der Vögel bietet mannigfache Verschiedenheiten. Die Zellen der »Mucosa«[1] sind in der Regel abgeflacht in den oberen Lagen, bei manchen Arten haben sie jedoch auch in den höchsten Schichten ihre runde Form beibehalten. Besonders verschieden erwiesen sich die Drüsen, sowohl in Form und Größe, als auch an Zahl. Da, wo der Ösophagus einen deutlichen Kropf bildet, fehlen seiner Wand vielfach die Drüsen vollständig (Papageien, Gallus domesticus, Phalacrocorax und bis auf eine kurze Strecke auch bei Columba). Bei anderen Vögeln wiederum fanden sich die Drüsen im Kropfe nur in geringer Zahl (Phasianus, Tetrao), oder ein Unterschied in der Vertheilung der Drüsen in den verschiedenen Abschnitten des Ösophagus war nicht ersichtlich (Strigidae). Eine Zunahme der Drüsenzahl gegen den Magen hin, oder gar ihr erstes Auftreten in dieser Region (Psittacidae) konnte fast überall festgestellt werden. In den meisten Fällen sind die Drüsen von einem Cylinderepithel glatt ausgekleidet, es kann jedoch zu einem klein-kubischen Epithel herabsinken. Vielfach ist das Epithel in mehr oder weniger hohe Falten gelegt, durch Leisten, welche von dem Bindegewebe aus in die Drüsen vordringen.

[1] BARTHELS benutzt in seiner Arbeit, wie GADOW, den Namen »Mucosa« von dem Oberflächenepithel. Einer solchen privaten Nomenclatur dieser Autoren kann ich nicht folgen.

Wie aus dieser historischen Übersicht hervorgehen wird, beschäftigen sich die Untersucher meistens mit einer geringen Zahl von Arten, und die Arbeiten sind jetzt auch meistens schon älteren Datums. Der neueste Untersucher auf diesem Gebiete — BARTHELS — hat wohl ein eben so großes Material wie das meinige zur Verfügung gehabt; dasselbe scheint aber nicht so gut konservirt gewesen zu sein, dass dieser Verfasser den vollen Nutzen davon haben konnte. Das Durchlesen der früheren Arbeiten setzt uns also nicht in die Lage, einen Überblick über den Bau des Ösophagus, besonders den der Drüsen, zu gewinnen, die Differenzen und die Übereinstimmungen bei den verschiedenen Arten klar zu übersehen. Einen solchen Überblick nach eigenen Untersuchungen zu geben, wird im Folgenden mein Ziel sein.

Den großen Nutzen, den ich während meiner Arbeit aus OPPEL's Lehrbüchern gezogen habe, kann ich nicht stark genug hervorheben. Dasselbe gilt, was die vergleichende makroskopische Anatomie betrifft, für die einschlägigen Kapitel in FÜRBRINGER's erwähnter Arbeit.

Eigene Untersuchungen.

Laridae.

Larus canus. Mein Material bestand hier in erwachsenen Thieren, eine Woche alten und neugeborenen. Zunächst werde ich die Verhältnisse, wie ich sie bei dem erwachsenen Thiere fand, schildern.

Die Schleimhaut bildet viele Längsfalten. Das Epithel der Mucosa schiebt zahlreiche halbkugelförmige Einsenkungen in das unterliegende Bindegewebe ein. Die Epithelzellen sind rund oder polygonal mit großen Kernen, nur die Zellen der obersten Schichten sind von einer mehr länglichen Form.

Die Drüsen, die ziemlich dicht an einander stehen, haben Kolben- oder Keulenform (Fig. 1), und man kann an ihnen einen Drüsenkörper und einen Hals oder Ausführungsgang unterscheiden. Diese Theile gehen aber in einander allmählich über. Der Drüsenkörper wird von einem einschichtigen Epithel, aus cylindrischen Zellen bestehend, ausgekleidet. In der Tiefe haben diese Zellen eine durchschnittliche Höhe von 20—25 μ und eine Breite von 2,5—3 μ. Ihre Kerne sind rund oder oval und liegen in den unteren Theilen. Man kann im Protoplasma derselben einen Basaltheil, der sich durch die gewöhnlichen Protoplasmafarbstoffe färben lässt, und einen dem Drü-

senlumen sich zuwendenden Theil aus einander halten, welch letzterer von den gewöhnlichen Farbstoffen fast ungefärbt bleibt, sich aber von Schleimfarben stark beeinflussen lässt.

Folgt man von der Tiefe aus den Drüsenwänden nach aufwärts, so nehmen die Zellen allmählich an Höhe ab, werden aber gleichzeitig breiter, und der helle, schleimhaltige Theil nimmt an Mächtigkeit verhältnismäßig zu. In der Mitte des Ausführungsganges sind die Zellen breiter als hoch, haben z. B. eine Breite von 10 μ und eine Höhe von 7,5 μ. Die Kerne zeigen hier eine mehr abgeplattete Form, und die ganze Zelle wird von den Schleimfarben intensiv gefärbt (Fig. 3). Der Basaltheil der Zelle zeigt sich entweder gerade abgeschnitten gegen das umliegende Oberflächenepithel zu oder ist knieförmig im Verhältnis zu dem gegen das Lumen sich wendenden Theil gebogen und schiebt sich wie ein Zäpfchen zwischen das umgebende Epithel und die darunter liegenden Zellen nach unten hinein. Nach der Oberfläche zu nehmen die Zellen wieder an Höhe ab, und die Kerne bekommen eine mehr runde Form. Die Schleimmenge variirt, so dass die Zellen an der Mündungsstelle oft den Oberflächenepithelien ähnlich aussehen.

An der Basis des einschichtigen Epithels des Drüsenkörpers bemerkt man an einigen Stellen Kerne, welche die Form eines liegenden Ovals haben, übrigens den Kernen der Drüsenzellen gleichen. Über die Gestalt dieser Zellen selbst sich Klarheit zu verschaffen, ist ziemlich schwierig, da ihre Protoplasmamenge nur eine geringe ist. Einige habe ich jedoch an Schnittpräparaten als in gebogener Spindelform vorkommend konstatiren können.

BARTHELS sah als Erster diese Kerne, die Zellen nannte er »Randzellen«. Wie er die Natur dieser Zellen eigentlich auffasst, habe ich vergebens aus seiner Arbeit herauszufinden versucht. Er sagt p. 659: »Ein besonders schwieriges Kapitel bilden die GIANUZZIschen Halbmonde, auch wohl Rand- oder Plasmazellen genannt.« Er citirt so HEIDENHAIN, VON EBNER, RAMON Y CAJAL und RETZIUS und fügt hinzu: »In den nachfolgenden Untersuchungen wird an manchen Stellen von den »Randzellen« die Rede sein, aber sie sehen sehr verschieden aus von den Abbildungen, welche über sie bei anderen Drüsen gebracht wurden. Bei den Vögeln sind diese Randzellen durchweg sehr klein, ich hatte den Eindruck, als stünde ihre Größe in einem relativen Verhältnis zur Größe der secernirenden Zellen; leicht färbbar, wie HEIDENHAIN angiebt, fand ich die Randzellen

nicht, sie waren fast immer schwächer tingirt, als die Zellen des ihnen aufliegenden Drüsenepithels« (p. 661—662).

Die erste Frage, die sich hier dem Untersucher entgegenstellen muss, ist: Gehören diese Kerne wirklich Epithelzellen und nicht vielmehr dem umliegenden Bindegewebe an? Präparate, mit Hämatoxylin und nach v. GIESON gefärbt, zeigen ganz deutlich, dass diese Kerne innen von der Bindegewebshülle der Drüse liegen, sie sind auch gewöhnlich nicht so platt gedrückt wie die der letzteren.

Schon das Studium der Präparate, die man sich von erwachsenen Thieren verschafft hat, lassen die Entstehung dieser Zellen ahnen; vollständige Sicherheit bringt jedoch erst das Studium der Entwicklung der Drüsen.

Betrachtet man die in Fig. 1 wiedergegebene Drüse, so kann man deutlich sehen, dass das Mucosaepithel wie mantelförmig den oberen Theil der Drüse umgiebt; dieser liegt im Epithel eingebettet; nach dem Boden der Drüse zu wird dieser Mantel immer dünner und ein Stückchen unter der Mitte derselben lässt er sich in den einzelnen Schnitten nur als diese, oft weit von einander entfernte Kerne nachweisen. Die verschiedenen Drüsen zeigen dies Verhältnis mit größerer oder geringerer Deutlichkeit. An einigen kann man den Mantel länger, an anderen kürzer verfolgen. Es lag jetzt nahe, die einzelnen, an dem Boden der Drüsen in zweiter Schicht liegenden Kerne als Zellen von gleicher Natur und Ursprung wie die des Epithelmantels aufzufassen. Wie man später sehen wird, bestätigt das Studium der Entwicklung der Drüsen diese Annahme. Irgend ein Grund, diese Zellen als Regenerations- oder als sekretleere Zellen des Drüsenepithels zu betrachten, liegt nicht vor. Die Drüsenzellen behalten in allen wesentlichen Punkten ihre Form während der verschiedenen Sekretionsstadien bei; nur ihre oberen hellen Theile nehmen an Höhe und Breite zu, wenn die Zellen mit Schleim gefüllt sind, und werden wieder schlanker, wenn dessen Menge abnimmt.

Was BARTHELS' Abbildung (Fig. 35) betrifft, so bemerke ich, dass er hier — wie überhaupt bei den Vögeln — nicht die Zellen des Ausführungsganges gesehen hat. Das Drüsenepithel endigt in seiner Zeichnung plötzlich unter der Mitte des Ausführungsganges, und dieser wird dann von den Oberflächenepithelzellen ausgekleidet.

Ich gehe nun zu der Schilderung der Verhältnisse über, wie wir sie bei dem jungen Vogel finden, sobald er dem Ei entschlüpft ist.

Die Ösophaguswand besteht hier (Fig. 4) aus denselben Schichten

wie bei dem erwachsenen Exemplar; dieselbe ist aber, wie man sich denken kann, viel dünner, die Falten weniger hervorspringend, und was sie besonders auszeichnet, man bemerkt im Oberflächenepithel zahlreiche, größere oder kleinere, cystenähnliche Hohlräume von verschiedener Form, einzelne rund, andere ellipsoid und wieder andere nach der Oberfläche zu stark erweitert und in der Tiefe in eine schmale Spitze ausgezogen.

Alle diese Cystenbildungen stehen im Zusammenhange mit der Entwicklung der Drüsen.

Die ersten Drüsenanlagen werden von soliden Zellenknospen, die von der Basis des Oberflächenepithels ein kleines Stück in das unterliegende Bindegewebe hinabdringen, gebildet. Im unteren Theile dieser Knospe bildet sich ein kleiner Hohlraum, indem die Zellen aus einander weichen (Fig. 5 *b*, links). In den etwas älteren Anlagen findet man nun, dass die sich gegen das Lumen wendenden Zellen, welche die centrale Schicht der Knospe bilden, sich mit Schleimfarben tingiren lassen, und das Lumen ist in solchen Knospen mehr oder weniger mit dem producirten Schleim gefüllt. Da noch kein Ausführungsgang zu Stande gekommen ist, durch welchen dieser Schleim sich entleeren kann, so wird dieser zwischen die oben liegenden Zellen hinaufgepresst; diese werden von dem Sekret durchtränkt und quellen auf (Fig. 5 *a*), werden aber, indem die Sekretmasse an Menge zunimmt, aus einander gesprengt und gegen das umliegende Epithel hin plattgedrückt. Es bilden sich auf diese Weise im Epithel Hohlräume oder Cysten, die mit einer schleimhaltigen Flüssigkeit angefüllt sind (Fig. 5 *b*). Das Oberflächenepithel wird vom Cysteninhalt stark hervorgebaucht und platzt endlich wegen des Druckes. Die Kommunikation mit dem Ösophaguslumen ist in Folge dessen eingetreten, und der Inhalt entleert sich. Der obere Theil der Cystenwand wird jetzt zum Ausführungsgang, und die vom Cysteninhalt früher komprimirten Zellen scheinen sich rasch zu schleimhaltigen Zellen umzubilden.

Bei den eine Woche alten Exemplaren fand ich nur einzelne Cysten übrig. Die Drüsen haben hier (Fig. 7) in den wesentlichen Punkten denselben Bau wie bei den erwachsenen Thieren. Man kann deutlich einen Drüsenkörper und einen Ausführungsgang unterscheiden. Sie weichen jedoch von den Drüsen des erwachsenen Vogels darin ab, dass das Epithel des Fundus nicht streng einschichtig, an mehreren Stellen aber aus zwei Schichten zusammengesetzt ist, einer gegen das Lumen zugekehrten, aus kubischen oder cylindrischen

Zellen mit runden Kernen und schleimhaltigen Obertheilen bestehenden, und einer unter dieser liegenden Schicht, deren Zellen Spindelform haben. Die Grenzen dieser Zellen gegen die ihnen aufliegenden sind an mehreren Stellen ganz deutlich zu erblicken. Ihre Kerne haben die Form eines liegenden Ovals und sind von gleicher Größe wie die der überliegenden Zellen. Das Protoplasma färbt sich nicht durch Schleimfarben, es ist dem der tiefliegenden Oberflächenepithelzellen ganz ähnlich, zeigt auch dieselben Tinktionsverhältnisse wie diese. Der Zusammenhang zwischen diesen in zweiter Reihe liegenden Zellen und dem Oberflächenepithel geht aus Fig. 7 auch deutlich hervor.

Sowohl in dieser Zellenschicht, als auch in der das Lumen umgebenden, finden sich zahlreiche Mitosen, in den Zellen des Ausführungsganges aber nicht.

Während des weiteren Wachsthums der Drüse rücken nun die Zellen so aus einander, dass sich aus der mehrschichtigen Wand ein einschichtiges Drüsenepithel bildet. Wenn die Zellen nicht in allen Richtungen von einander zu weichen vermögen, es mag nun sein wegen des Widerstandes des umliegenden Bindegewebes oder wegen des Daseins eines überschüssigen Bildungsmaterials, werden die peripher liegenden Zellen zwischen dem Bindegewebe und den an das Lumen stoßenden Zellen gedrückt, so dass sie eine komprimirte Form erhalten. Als solche Zellen fasse ich die früher bei den erwachsenen Thieren beschriebenen Basalzellen auf.

Larus fuscus. Der Bau des Ösophagus stimmt ganz mit dem von Larus canus überein. Die Wand ist bei dieser größeren Art dicker und die Falten sind höher, das Oberflächenepithel besitzt aber ungefähr dieselbe Mächtigkeit, und Form und Zahl der Drüsen sind ganz wie bei jenem.

Sterna arctica (Fig. 8—10). Zur Untersuchung hatte ich ein circa eine Woche altes Exemplar.

Das Oberflächenepithel hat durchschnittlich eine Dicke von 35 μ. Die polygonalen oder rundlichen Zellen haben große, runde Kerne, die oberste Zellenschicht ist nur wenig abgeplattet. Zahl der Drüsen dieselbe wie bei Larus. Form und Bau derselben sind jedoch bei diesem jungen Thiere etwas unregelmäßiger. Theils sind sie kolbenförmig mit einem kurzen, breiten Halse (Fig. 9), und theils — und dies ist oft der Fall — sind sie röhrenförmig (Fig. 8); ja der Hals kann sogar breiter werden als der Drüsenkörper selbst, so dass der Diameter der Drüse von der Oberfläche nach unten allmählich

an Größe abnimmt. Die Halszellen und die Funduszellen sind ziemlich verschieden. Die letzteren sind meistens kubisch oder niedrig cylindrisch, haben eine Höhe von 5—7 μ und eine Breite von 4—7 μ. Ihre Kerne sind rund, nicht selten trifft man sie in Theilung begriffen. Die Achse der achromatischen Spindelfigur fällt meistens mit der der Drüsenwand zusammen. Diese kubischen Zellen enthalten keinen oder nur wenig Schleim, in den cylindrischen Zellen ist die Schleimmenge etwas größer. Nach oben zu nehmen die Zellen rasch an Größe zu und werden gleichzeitig mit Schleim gefüllt, wodurch die Kerne zusammengedrückt werden. In dem Halse, der den Ausführungsgang bildet, haben die Zellen eine Größe, die bedeutend die der Funduszellen der Drüse übertrifft, eine ovale Form und erreichen oft eine Höhe von 11 μ und eine Breite von 6—7 μ. Das Lumen des Ausführungsganges ist im Verhältnis zu der Größe der Zellen ein enges (Fig. 10). Trifft der Schnitt nicht genau die Mitte des Halses, so ist aus diesem Grunde kein Lumen bemerkbar.

Im untersten Theil des Ösophagus, wo, wie wir später sehen werden, die Drüsen erst ausgebildet werden, haben diese einen Bau, der mit dem des eine Woche alten Larus canus mehr übereinstimmt. Die Zellen im Drüsenkörper sind höher, enthalten mehr Schleim, die Halszellen dagegen kleiner, ihre Schleimmenge ist zugleich auch eine geringere.

Der oben geschilderte Bau der Drüsen ist also als ein vorläufiger anzusehen, als durch eine Arbeitstheilung der Zellen zu Stande gekommen. Es wird nämlich von den Drüsen der jungen Thiere sowohl verlangt, dass sie Schleim produciren, als auch dass sie sich vergrößern sollen. Nun machen wir die Beobachtung, dass die Halszellen die Hauptmenge des Schleimes produciren, während die Funduszellen, sich mehr indifferent verhaltend, durch ihre Theilung zu dem Wachsthum der Drüse beitragen. Auf diese scheinbare Übereinstimmung mit den Verhältnissen, die wir in den Darmkrypten antreffen, komme ich später zurück.

Wie bei den jungen Exemplaren von Larus, die in gleichem Alter waren, kommen auch hier einzelne Cysten im Oberflächenepithel vor, die an die Entwicklung der Drüsen gebunden sind.

Barthels findet zwischen Larus canus und Sterna hirundo den Unterschied, dass die Drüsen bei der letzteren wesentlich dichter stehen (p. 684).

Alcidae.

Uria grylle. Mein Material von dieser Art bestand aus einem erwachsenen Thiere und einem im Alter von ca. drei Wochen.

Der Bau des Ösophagus stimmt sehr mit dem bei Larus geschilderten überein und eben so mit dem von Haematopus ostrilegus, der weiter unten näher behandelt werden wird. Fig. 20, die von der letzteren Art stammt, hätte eben so gut von Uria entnommen sein können.

Die Drüsen sind kolbenförmig und stehen so dicht an einander, dass ihre Seitenflächen sich beinahe berühren. Das Drüsenepithel ist hoch cylindrisch mit basalliegenden Kernen; die Zellen des Ausführungsganges sind kubisch oder etwas breiter als hoch; ihre Natur stimmt ganz mit der bei Larus überein.

Von Alcidae hat Barthels Alca torda und Uria lomvia untersucht. Er macht auch (p. 685) darauf aufmerksam, dass der Bau recht ähnlich dem bei Larus ist.

Colymbo—Podicipidae.

Colymbus arcticus. Die Drüsen haben hier dieselbe Form und denselben Bau wie bei Larus und Uria. Sie sind aber kleiner, als man sie bei Larus vorfindet. Fig. 1 und Fig. 11 sind z. B. mit derselben Vergrößerung gezeichnet. Auch das Oberflächenepithel ist von geringer Mächtigkeit im Verhältnisse zu der viel dickeren Wand. Die Angabe Gadow's (p. 670), dass die Epithelschicht im Ösophagus der Vögel, die große Beuten, wie Fische, aufnehmen, sehr dick sei, ist, wie Barthels auch für Phalacrocorax und Sula nachgewiesen hat (p. 682), nicht stichhaltig. Das Oberflächenepithel besteht aus kleinen, runden oder polygonalen Zellen, die runde Kerne haben; selbst die obersten Zellenreihen sind kaum merkbar abgeplattet. Das Epithel sendet runde Verdickungen in das unterliegende Bindegewebe hinein, ungefähr einer jeden derselben entspricht eine Drüse. Der Epithelmantel über den Drüsen lässt sich deutlich bis über die Hälfte des Drüsenkörpers verfolgen, und die Basalzellen sind gewöhnlich leicht zu finden.

Colymbus septentrionalis zeigt eine, mit der der vorigen Art übereinstimmende Ösophagusbildung.

Podiceps auritus. Das Erste, was in die Augen springt, wenn man Fig. 12 — ein Übersichtspräparat über die Ösophaguswand dieser Art — betrachtet, ist die sehr große Zahl der Drüsen. Das Oberflächenepithel sieht an mehreren Stellen nur wie kleine Inseln zwi-

schen den Ausführungsgängen der Drüsen aus, und diese, die Keulenform haben, liegen so dicht neben einander, dass die Wände sich gegenseitig zu berühren scheinen.

Fig. 13 zeigt den Bau der einzelnen Drüsen. Wie man hier beobachten kann, haben diese nicht genau Keulenform; die Grenzlinie des Epithels gegen das Lumen ist aber oft gefaltet. Dies Verhältnis wird dadurch hervorgerufen, dass die Zellen von verschiedener Höhe sind — Gruppen von hohen Zellen alterniren mit aus niedrigeren Zellen bestehenden. Die sekretorische Oberfläche der Drüse wird hierdurch vergrößert. In einige Drüsen dringen auch dünne Bindegewebsleisten von außen hinein, die eine noch größere Faltung des Lumens zur Folge haben.

Die Drüsenzellen selbst sind hoch cylindrisch, ihre Kerne liegen dicht an der Basis, einige sind rund, andere zeigen eine mehr komprimirte Form, je nach der Sekretmenge der Zellen. Nach dem Halse zu nehmen die Zellen an Höhe ab und werden breiter.

Die einzelnen Drüsen werden in ihrer oberen Hälfte von einem ganz dünnen Epithelmantel aus dem Oberflächenepithel umgeben. Diesen Mantel kann man an Längsschnitten oft nur schwer sehen, an Querschnitten ist er aber deutlich sichtbar; die Drüsen sind auch durch eine dünne, aus Bindegewebe bestehende Scheidewand geschieden. Zwillingsdrüsen sind nicht selten; sie kommen dadurch zu Stande, dass zwei Drüsenanlagen nur einen gemeinsamen Ausführungsgang bilden; von der Basis steigt die unvollständige Scheidewand in der Mitte der großen Drüse empor. An der oberen Endigung dieser Scheidewand geht das Epithel der zwei Drüsenhälften in einander über.

Während die Drüsen bei dieser Art viel größer als die bei Colymbus sind, und das Oberflächenepithel auch eine bedeutendere Dicke erreicht, sind die Muskelschichten, wie wir später kennen lernen werden, viel dünner als bei jenem.

Anatidae.

Anas Penelope (Fig. 14 u. 15). Das Oberflächenepithel, das von großer Mächtigkeit ist, sendet zahlreiche runde Fortsätze in das Bindegewebe hinab. Während die tieferen Zellenreihen aus kleinen runden oder ovalen Zellen mit runden Kernen bestehen, sind die oberen Zellenschichten stark abgeplattet und ihre Kerne lang und platt. Die gegen das Ösophaguslumen gekehrte Epitheloberfläche ist stark höckerig.

Die Drüsen sind sehr groß und reichen oft bis zu dem inneren Rand

der Muscularis hinan. Der Drüsenkörper ist nach dem Halse zu stark gebogen, so dass an den Querschnitten durch den Ösophagus oft der Drüsenhals längs getroffen und der Drüsenkörper, ohne Verbindung mit demselben, quer getroffen erscheint. Gegen das Oberflächenepithel werden die Drüsen schmäler. An Querschnitten zeigen die Drüsenkörper eine runde Gestalt, ihr Lumen wird durch zahlreiche Bindegewebsleisten, die sich von außen einschieben, vielfach getheilt, so dass man sie mit einer Fruchtkapsel mit unvollständigen Scheidewänden vergleichen könnte. Einzelne dieser Leisten theilen sich auch Y-förmig. Diese Scheidewände, deren Bindegewebsnatur man leicht, auch ohne besondere Färbungsmethoden, erkennen kann, vergrößern die sekretorische Oberfläche der Drüsen in erheblicher Weise.

Die Drüsenzellen sind hoch cylindrisch, gewöhnlich mit nach der Basis zu plattgedrückten Kernen versehen. Die Zellen, aus denen die Spitzen der Vorsprünge in das Lumen zusammengesetzt sind, sind gewöhnlich nicht so stark mit Schleim gefüllt wie die übrigen, indem die ihrer Stellung nach prismatischen Zellen einen basalen, protoplasmatischen und einen nach dem Lumen zu sich wendenden, mit Schleim gefüllten Theil unterscheiden lassen.

Eine Beschränkung des Vorkommens der Mitosen auf die Spitzen dieser Leisten oder auf deren Basis konnte ich nicht feststellen. — Der Drüsenkörper verschmälert sich nach oben zu und geht in den Ausführungsgang über. Am Beginne desselben nehmen die Drüsenzellen an Höhe und Schleimmenge ab, und das Epithel wird mehrschichtig. Die peripheren Zellen sind denen der tieferen Zellenschichten des Oberflächenepithels, mit welchen sie zusammenhängen, ganz ähnlich. Ein kleines Stück weit kann man noch die Fortsetzung der Drüsenzellen als innere Auskleidung des Ausführungsganges verfolgen. In der Höhe ist jedoch dieser Unterschied zwischen den centralen und den peripheren Zellenschichten ganz verschwunden, und der Ausführungsgang zeigt sich nur als eine Aushöhlung im Oberflächenepithel, von Zellen, die den umliegenden Epithelien ganz gleich sind, austapeziert.

Bei Anas crecca treten ähnliche Verhältnisse wie bei A. Penelope zu Tage. Der geringeren Größe dieser Art entsprechend finden wir hier die Epithelschicht wie die Muskelschichten dünner; auch die Drüsen sind kleiner, doch ganz wie bei der früheren Art gebaut. Das Verhältnis zwischen Drüsenkörper und Ausführungsgang ist auch dasselbe.

Unter den so gebauten Drüsen kommen aber einige vor, die den

anderen an Größe nachstehen. Ihre Wand wird nicht überall von dem einschichtigen Drüsenepithel gebildet, man bemerkt aber, dass das mehrschichtige Epithel des Ausführungsganges sich auf der einen Seite weiter nach unten fortsetzt, oft bis nahe an das untere Ende der Drüse. Durch dies mehrschichtige Epithel wandern, wie später ausführlicher erwähnt werden soll, zahlreiche Leukocyten vom Bindegewebe ins Lumen der Drüse hinaus.

Anas boschas. Bei einem jungen (ca. drei Wochen alten) Thiere fand ich den Bau des Ösophagus mit dem für A. Penelope beschriebenen übereinstimmend. Zahlreiche Mitosen kamen im Drüsenepithel vor. Die Spindelachsen lagen nach allen Richtungen.

Somateria mollissima (Fig. 16). Das Exemplar, das ich untersuchte, war ca. drei Wochen alt.

Das Oberflächenepithel hat, wie bei den übrigen Enten, eine bedeutende Mächtigkeit, und die obersten Zellen sind stark abgeplattet. Zwischen den Falten der Schleimhaut schiebt es sich mit seinen interpapillären Verdickungen so tief in das Bindegewebe hinein, dass oft nur eine ganz schmale Zone zwischen der unteren Grenzlinie des Epithels und der Längsmuskelschicht übrig bleibt. Ich habe so an mehreren Stellen einen Abstand von nur 15 μ zwischen denselben gefunden. In solchen Fällen kommen hier natürlich keine Drüsen vor. Wird der Abstand größer, so dass für solche Platz gelassen ist, so sind diese wegen der Raumbeschränkung klein und von plattgedrückter Form. Sie liegen dann mit ihrer unteren Wand der Längsmuskelschicht dicht an, ein Verhältnis, das man übrigens auch bei den anderen Enten finden kann.

Form und Bau der Drüsen sind denen bei A. boschas gleich, doch ist, wie Fig. 16 veranschaulicht, ein Unterschied vorhanden. Die Zellen des Ausführungsganges sind hier nicht, wie bei den früher behandelten Arten, denen des umliegenden Oberflächenepithels ganz gleich, aber kubisch mit runden Kernen und ihr Protoplasma nimmt nach Färbung mit Delafield's Hämatoxylin einen leicht bläulichen Ton an. In Fig. 16 ist der Ausführungsgang nicht in seiner ganzen Länge bis zu der Ausmündung an die Oberfläche getroffen; ich habe aber an anderen Schnitten konstatiren können, dass auch der letzte Theil einen ähnlichen Bau zeigt. Ob dieser deutliche Unterschied zwischen den Ausführungsgangszellen und den Deckepithelzellen auch bei dem erwachsenen Thiere zu beobachten ist, kann ich nicht sagen. Bei der jungen Anas boschas konnte, wie oben erwähnt, dieser Unterschied nicht festgestellt werden.

Mergus serrator. Von dieser Art wurden eine Woche alte und neugeborene Thiere sammt einem Embryo, ca. sieben Tage vor dem Ausschlüpfen, untersucht. Der letztere wird, da ich nur dies einzige Stadium besitze, hier mit den anderen zusammen erwähnt.

Die Verhältnisse bei dem eine Woche alten und dem neugeborenen Vogel weichen nicht so aus einander, dass sie besondere Besprechungen nöthig machen.

Das Oberflächenepithel (Fig. 33 u. 34) zeigt dieselbe Beschaffenheit wie bei den übrigen Enten. Die Drüsen sind von runder Form, schon bei dem neugeborenen Thiere bieten sich dem Untersucher die in die Drüsen eindringenden Bindegewebsleisten gut entwickelt dar. Die Zellen des Ausführungsganges verhalten sich denen bei Somaeria beschriebenen ähnlich.

Auffallend ist, im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den übrigen Enten, die geringe Zahl der Drüsen. Man kann oft Querschnitte durch die Ösophaguswand untersuchen, an denen nur zwei oder drei Drüsen zu sehen sind.

Der Ösophagus des Embryo besitzt ein stark verzweigtes Lumen (Fig. 17), das von einem Epithel, aus vier bis sechs Zellenreihen bestehend, ausgekleidet ist. Von diesen hat die tiefste Schicht die größten Zellen. Von dem Epithel senken sich Zellenknospen in das unterliegende Bindegewebe hinein, in diesem stößt man auch auf runde Zellenhäufchen ohne Zusammenhang mit dem Oberflächenepithel, in einigen derselben auf ein centrales Lumen. Verfolgt man durch Serien diese einzelnen Epithelkugeln, so zeigen sie sich, wie man voraus erwarten konnte, durch einen Stiel mit dem Oberflächenepithel in Zusammenhang stehend. Diese Knospen sind die Drüsenanlagen. Sie finden sich besonders zwischen den Falten und in den Seitenpartien derselben; an den Spitzen habe ich aber keine gesehen. In dem untersten Theile des Ösophagus sind die Knospen größer, ihr centraler Hohlraum steht durch den hier eben so hohl gewordenen Stiel mit dem Ösophaguslumen in Verbindung.

Von Enten hat Barthels die Hausente und ein als »Anas« bestimmtes Exemplar untersucht, die mit einander im Bau übereinstimmen. Er findet die »Mucosa« dick und aus vielen Zellenreihen zusammengesetzt. Nur die untersten Zellen sind rundlich. Die Drüsen haben vielfach die Form einer etwas abgeplatteten Kugel, durch zahlreiche Leisten wird ihr Lumen vielfach zertheilt. Die Drüsen sind ausgekleidet mit sehr feinen und hohen Cylinderepithelzellen, die kleine, ganz runde Kerne aufweisen. Der Ausführungsgang der

Drüsen »ist ungewöhnlich weit«, bei bedeutender Länge (p. 681 bis 682).

Limicolae.

Haematopus ostrilegus (Fig. 20). Die Mucosa mit ihren Drüsen hat bei diesem Wadvogel denselben Bau, wie oben für mehrere Schwimmvögel beschrieben wurde. Die Drüsen stehen dicht neben einander und zeigen gewöhnlich eine Kolbenform; ihre Seitenwände sind oft schwach abgeplattet. Das Epithel in dem Drüsenkörper ist hoch cylindrisch, gewöhnlich mit Schleim so gefüllt, dass der Kern dadurch stark abgeplattet wird. Wie bei Podiceps beschrieben, sieht man auch hier, dass die Zellen in derselben Drüse nicht überall von gleicher Höhe sind, so dass das Lumen eine sanft gefaltete Form erhält.

Die Halszellen sind klare, kubische Zellen, wie sie uns früher bei Larus entgegengetreten sind.

Der Epithelmantel über der oberen Hälfte des Drüsenkörpers ist deutlich ersichtlich.

Die im oberen Theile des Ösophagus befindliche, kropfähnliche Erweiterung besitzt eine dickere Epithelschicht, die Drüsenkörper sind hier kleiner, der Abstand zwischen denselben ist oft etwas größer, die Ausführungsgänge länger und deren Lumen feiner.

Totanus calidris (Fig. 18 und 19). Der Bau des Ösophagus ist dem bei der vorigen Art ziemlich ähnlich. Die Drüsen sind kolbenförmig, das Epithel im Drüsenkörper cylindrisch, im Halse kubisch. Zwischen den Falten haben die Drüsen oft eine mehr in die Länge gestreckte Gestalt, und der Ausführungsgang ist hier, wo die Epithelschicht gewöhnlich dicker zu sein pflegt, auch länger. Während die tieferen Halszellen kubisch und mit Schleim gefüllt sind, findet man sie hier nach der Oberfläche zu niedriger, weniger Schleim enthaltend und den umliegenden Epithelzellen mehr gleichend.

Das Oberflächenepithel, das nicht sehr dick ist, hat runde oder ovale Kerne und zeigt gegen das unterliegende Bindegewebe eine ziemlich gerade Grenzlinie ohne Papillen. Dagegen breitet sich das Epithel mantelförmig über die Drüsen aus. In Fig. 19 hat man eine Drüse (*d*) vor sich, deren Epithelmantel mit dem Oberflächenepithel durch einen dünnen, soliden Stiel verbunden ist. Dies Bild wird dadurch hervorgerufen, dass der Schnitt den Ausführungsgang selbst nicht traf und nur durch dessen Wand ging, ohne das Lumen zu berühren. Im linken Theile derselben Figur bemerkt man einen

solchen Epithelmantel über einer Drüse (*e*) ohne Verbindung mit dem Oberflächenepithel. Hier ist nämlich der Schnitt noch mehr von der Achse der Drüse entfernt gefallen.

Charadrius apricarius (Fig. 21). Die Schleimhaut zeichnet sich durch ihren Drüsenreichthum aus. Diese liegen so dicht beisammen, dass sie nur durch eine dünne kapillarführende Bindegewebshülle von einander getrennt sind. Sie sind länger als bei den zwei zuletzt beschriebenen Arten und haben nicht Kolbenform, sondern sind entweder ganz schlauchförmig oder ihr Fundustheil ist etwas aufgetrieben, so dass sie in Keulenform erscheinen. In diesen Theil der Drüsen dringen oft auch einzelne kurze Bindegewebsleisten hinein.

Die Grenze zwischen Drüsenkörper und Ausführungsgang ist nicht scharf, sie gehen allmählich in einander über.

Die Drüsenzellen sind in dem Fundus cylindrisch oder kubisch — Gruppen der letzteren wechseln mit solchen der ersteren ab — sie haben eine Höhe von 8—11,5 μ und eine Breite von 5—8 μ. Man trifft sie gewöhnlich mit Schleim ganz gefüllt und die Kerne plattgedrückt. Nach oben nehmen die Zellen zunächst etwas an Höhe zu, um wieder gegen den Ausführungsgang hin niedriger zu werden. Die Zellen im letzteren variiren indessen bedeutend der Größe nach in den verschiedenen Drüsen. In einigen von diesen erreichen sie in der Höhe der Mitte des Oberflächenepithels eine Größe von 5 μ und eine Breite von 6 μ, in anderen Drüsen dagegen 12,5 μ Höhe und 7 μ Breite und sind mit Schleim ganz gefüllt. Wo der Ausführungsgang an der Oberfläche mündet, nehmen die Zellen wieder an Höhe ab, wie das Verhältnis durch Fig. 13 bei Podiceps wiedergegeben ist.

Das Oberflächenepithel ist von geringer Mächtigkeit. Da die Drüsen so dicht stehen, kommen keine interpapillären Leisten vor, dagegen kann man hier, wie bei Podiceps, einen ganz dünnen, die Oberhälfte der Drüsen umgebenden Epithelmantel wahrnehmen.

Tringa maritima und minuta zeigen einen mit einander ganz übereinstimmenden Bau des Ösophagus. Die Schleimhaut ist stark gefaltet und weist auch sehr viele Drüsen auf. Diese haben an den Spitzen der Falten dieselbe Form wie bei Totanus. Zwischen den Falten stehen die Drüsen dichter, sind länger und von einer Gestalt, wie bei Charadrius beschrieben. Das Drüsenlumen hat oft eine unregelmäßige Eorm wegen der Bindegewebsleisten, die in die Drüsen eindringen.

Das Oberflächenepithel ist auch hier von geringer Dicke und zeigt runde oder ovale Kerne.

Von Limicolae hat BARTHELS mehrere Arten untersucht. Unter diesen erwies sich Scolopax rusticola zur Untersuchung recht günstig, und die Mehrzahl der anderen weichen im Bau des Ösophagus von dem bei Scolopax gefundenen wenig ab. Basalzellen hat BARTHELS hier in großer Zahl gefunden. Er sagt von diesen (p. 679) ganz treffend: »Wo die Randzellen in der Nähe des Drüsenhalses an die Mucosazellen (d. h. die Oberflächenepithelzellen) stoßen, die hier sich eindrängen, da ist es an manchen Stellen nicht möglich, zu sagen, ob eine Zelle zur Mucosa, oder ob sie noch zu den Randzellen zu rechnen ist.«

Eigenthümlich ist es, dass BARTHELS bei seiner Beurtheilung der »Randzellen« und ihrer Natur (p. 661—662) keine Rücksicht auf diese ganz richtige Beobachtung nimmt.

In seiner Fig. 28 (Scolopax) findet man wieder das plötzliche Aufhören des Drüsenepithels an der Stelle, wo der Ausführungsgang beginnt.

Passeridae.

Sturnus vulgaris (Fig. 29). Ösophagus hat acht bis neun hohe spitze Falten. Die Schleimhaut, besonders die Epithelschicht, ist sehr dick und sendet zahlreiche kegelförmige Verdickungen von verschiedener Länge in das Bindegewebe hinein.

Die Epithelzellen der obersten Schichten sind rundlich-polygonal, die der mittleren Schichten langgestreckt, mit ihren Längsachsen nach dem Ösophaguslumen zu sich wendend, und die Zellen der basalen Schichten wieder rund oder oval.

Zwischen den Epithelvorsprüngen liegen die Drüsen; diese sind in die Länge gezogen, von unregelmäßiger, ovaler Form, nach dem Oberflächenepithel zu sich verschmälernd. Das Lumen ist in Folge der verschiedenen Höhe der Drüsenzellen und des Eindringens von Bindegewebsleisten gefaltet. Zwischen den Drüsen und den Epithelvorsprüngen steigt das Bindegewebe mit Gefäßen empor.

Die Drüsenzellen zeigen eine wechselnde Form. Theils sind sie cylindrisch oder kubisch, ca. 10 μ hoch, theils mehr prismatisch, bis 27 μ hoch und mit einem stark zugespitzten Basaltheil versehen. Die Kerne liegen in diesem letzteren, der einen wechselnden Protoplasmagehalt zeigt, und sind rund oder mehr plattgedrückt. In den prismatischen Zellen erhalten sie durch die Gestalt der Zellen bei

der Zunahme der Sekretmenge derselben ein pfeilspitzähnliches Aussehen.

Nach dem Ausführungsgange zu werden die Zellen niedriger und sind von knieförmig gebogener Form, mit dem zugespitzten Basaltheil nach unten und dem oberen Theil dem Lumen zu sich wendend.

Im weiteren Verlaufe werden die Zellen kubisch, mit plattgedrückten Kernen, und in der Mitte des Ausführungsganges sind sie spindelförmig, mit langen, schmalen Kernen. Sie unterscheiden sich deutlich von den umliegenden Epithelzellen, die von ähnlicher Gestalt sind.

An Präparaten, die mit Hämatoxylin und Kongoroth oder anderen Protoplasmafarbstoffen gefärbt sind, bleiben die Zellen des Ausführungsganges, im Gegensatz zu denen des umliegenden Epithels, ungefärbt, sie färben sich dagegen, wie die Drüsenzellen, durch Schleimfarben und lösen sich, wie man auch bei anderen Vögeln bemerken kann, während der Präparirung leicht als eine zusammenhängende Zellenreihe von dem umliegenden Epithel ab. Wo der Ausführungsgang, der oft einen leichten Bogen beschreibt, an der Oberfläche mündet, hat sich häufig dieser Unterschied zwischen seinen Zellen und den Deckepithelien verloren.

Über Sturnus vulgaris sagt BARTHELS, dass der Bau des Ösophagus viel Ähnlichkeit mit dem von Muscicapa zeigt. Von dieser sagt er (p. 669): »Die Drüsen sind sehr zahlreich, an manchen Stellen berühren sie einander nahezu, sie sind schlauchförmig, der Fundus ist wenig erweitert, der Ausführgang bei manchen so weit, dass ein Unterschied in der Breite oben und unten kaum besteht.« Der Beginn des Ausführganges ist »durch das Aufhören des Drüsenepithels deutlich markirt«. Wie oben geschildert, fand ich den langen Ausführgang eng und konnte überall das Drüsenepithel bis nahe an die Mündung verfolgen.

Turdus pilaris und iliacus. Der Bau des Ösophagus dieser beiden stimmt in allen wesentlichen Punkten mit dem bei Sturnus überein. Die Falten der Schleimhaut sind hier nicht so hoch, die Mächtigkeit des Oberflächenepithels nicht so bedeutend. Die Zellen des letzteren sind polygonal und haben rundere Kerne als bei Sturnus. Schon in den tiefen Schichten abgeplattet, wie BARTHELS p. 669) angiebt, finde ich sie nicht (vgl. Fig. 30).

Die Form der Drüsen ist wie bei Sturnus, ihre Zellen sind cylindrisch und im Ausführungsgange auch hier lang und schmal; sie lassen sich bis zur Mündung an der Oberfläche verfolgen.

BARTHELS bezeichnet auch hier den Ausführungsgang als »ganz kurz und weit«. »Die Drüsenzellen dringen in den Hals ein und hören plötzlich auf.« Wie man sehen wird, kann ich ihm in keinen dieser Angaben beistimmen. Seine Fig. 10 macht auch einen ganz befremdenden Eindruck.

Passer domesticus (Fig. 25—27). Das Oberflächenepithel der Schleimhaut sendet meistens kurze, nicht sehr zahlreiche, runde Verdickungen in das unterliegende Bindegewebe hinein. Ihre Zellen sind rundlich oder polygonal, mit ziemlich großen Kernen.

Die Drüsen liegen dem Oberflächenepithel dicht an, in grubenförmigen Vertiefungen desselben. Sie haben eine runde oder ovale Form. Bindegewebsleisten dringen oft in dieselben ein. Das Epithel ist cylindrisch, kubisch oder prismatisch, das Aussehen der einzelnen Zellen variirt nach dem Sekretionsstadium (vgl. Fig. 27).

Der kurze Ausführungsgang ist mit niedrigen Zellen mit runden Kernen ausgekleidet, die sich durch ihr helles, schleimhaltiges Protoplasma von den umliegenden Epithelzellen unterscheiden (Fig. 26).

Der bei Passeridae inkonstant vorkommende Kropf, den man bei P. domesticus findet, zeigt sich, wie schon auch frühere Untersucher hervorgehoben haben, nur als eine spindelförmige Erweiterung des Ösophagus, und seine Wand weicht nicht von dem sonstigen Baue desselben ab.

Hirundo rustica (Fig. 28). Die Schleimhaut ist reicher an Drüsen als bei Passer. Sie haben eine ovale Form, doch oft mit einem ziemlich gefalteten Lumen. Das Drüsenepithel ist cylindrisch; bei dem Exemplare, das ich untersuchte, waren die Zellen mit Schleim stark gefüllt und mit basal liegenden, platten Kernen versehen. Die Zellen des Ausführungsganges, wie die des Oberflächenepithels stimmen mit den bei Passer geschilderten Verhältnissen überein.

Coraciidae.

Der Bau des Ösophagus stimmt bei Corvus cornix (Fig. 22 u. 23) und Pica caudata (Fig. 24) ganz überein.

Das Oberflächenepithel dringt in recht zahlreichen, theils ganz schmalen, kegelförmigen, theils mehr halbkugelförmigen Verdickungen in das unterliegende Bindegewebe hinein. Die Mächtigkeit der Epithelschicht ist eine größere zwischen den Falten als an der Höhe derselben. Die Zellengrenzen sind deutlich, die oberen Schichten abgeplattet.

Die Drüsen, die dicht an der unteren Grenze des Oberflächen-

epithels liegen, sind von ziemlich verschiedener Form; einige sind lang, schlauchförmig, andere mehr oval oder rundlich, und wieder andere zeigen eine unregelmäßige Gestalt in Folge der Bindegewebsleisten, die theils kurz und breit, theils feiner und länger in die Drüsen eindringen.

Das Drüsenepithel ist cylindrisch, die Kerne basal liegend. Bei dem Exemplare von Pica caudata ließen sich die verschiedenen Sekretionsstadien der Zellen sehr deutlich verfolgen, da der obere klare Theil der Zellen sich scharf gegen den unteren protoplasmatischen abhob (Fig. 24). Der obere schleimgefüllte Theil ist breiter als der protoplasmatische, die Grenze gegen das Lumen zu, wie gewöhnlich, scharf gezeichnet; es zeigen sich von der Oberfläche ausgehend oft feine Schleimfäden, die sich durch das Lumen spinnen. Dem Ausführungsgange zu werden die Zellen niedriger und breiter, gewöhnlich kann man die Fortsetzung der Drüsenzellen bis zur Schleimhautoberfläche als eine Reihe von kleinen, kubischen Zellen, die sich von den umliegenden durch ihren hellen schleimhaltigen Obertheil abheben, verfolgen. Sie lösen sich auch, wie bei Sturnus beschrieben, leicht während der Präparation als eine zusammenhängende Zellenschicht von dem umliegenden Deckepithel ab (Fig. 23).

Einige Drüsen bieten jedoch ein anderes Bild dar, indem der erwähnte Unterschied sich schon in der Mitte des Ausführungsganges verliert, und die Zellen in der oberen Hälfte desselben nicht merkbar von den umliegenden im Aussehen abweichen. Dass dies Verhältnis nicht einfach darauf beruht, dass das Epithel des Ausführungsganges während der Präparation verloren gegangen ist, habe ich mich durch den allmählichen Übergang der Zellenformen in einander, den man da wahrnimmt, überzeugt. Das Verhältnis ist also ein ganz anderes, als das Barthels bei vielen Vögeln beschreibt, wo er findet, dass die Drüsenzellen im Anfangstheile des Halses ganz plötzlich aufhören (vgl. seine Figg. 2, 10, 12, 13, 16, 18, 28, 35).

Die Drüsen bei Corvus cornix schildert Barthels (p. 670) als flaschenförmig. Der Ausführungsgang, den ich immer ziemlich kurz gefunden habe, hat in seiner Fig. 16 eine ungefähr doppelte Länge als der größte Durchmesser des Drüsenkörpers, und ist in seinem ganzen Verlauf von einem Epithel ausgekleidet, das nicht vom umliegenden zu unterscheiden ist.

Gallidae.

Gallus domesticus. Der Ösophagus vom Haushuhn ist schon früher von mehreren Autoren untersucht und abgebildet worden, und ich habe nur wenig ihren Ausführungen hinzuzufügen.

Den ganzen Ösophagus hindurch begegnet man ziemlich hohen Längsfalten. Im Kropfe kann man diese nur auf der Rückseite verfolgen, während die eigentliche Kropftasche von mehr niedrigen, unregelmäßig verlaufenden Falten durchzogen ist.

Das Oberflächenepithel ist von bedeutender Dicke und sendet zahlreiche, rundliche Verdickungen in das Bindegewebe hinein. Von den größeren derselben gehen auch mehrere kleinere aus, mit anderen Worten, das unterliegende Bindegewebe bildet Papillen, die wieder Sekundärpapillen tragen. Die Zellen sind von polygonaler Form mit hervortretender Intercellularsubstanz und in den oberen Schichten stark abgeplattet.

Die Drüsen, die dem Oberflächenepithel dicht anliegen, und über welchen man auf grubenförmige Aushöhlungen in dem Oberflächenepithel trifft, sind ziemlich groß, von runder Form. Das Oberflächenepithel schiebt einen dünnen, kurzen Mantel über den unteren Theil des Drüsenhalses vor. Zwischen diesem Mantel und der untersten Schicht des Deckepithels dringt in die erwähnten Gruben das Bindegewebe mit seinen Kapillaren ein. Das Lumen der Drüse ist nur klein wegen der zahlreichen Bindegewebsleisten, die sich radial in diese hineindrängen und die sekretorische Oberfläche derselben mehrfach vergrößern. Dem Ausführungsgange zu werden diese Leisten kürzer und das Lumen der Drüse nimmt an Größe zu.

Die Drüsenzellen sind cylindrisch und mit Schleim stark gefüllt, die abgeplatteten Kerne liegen basal. Gegen den Hals zu werden die Zellen niedriger, mehr kubisch, um endlich nach der Oberfläche zu breiter als hoch zu werden. Sie färben sich mit Schleimfarben durch den ganzen Ausführungsgang, im Gegensatz zu dem umliegenden Epithel, welches von diesen unbeeinflusst bleibt.

Im Kropfe treten, wie Barthels schon beschreibt, die Drüsen nur auf der Rückseite auf, in der die Längsfalten sich fortsetzen; der Wand des übrigen Kropfes fehlen die Drüsen ganz oder kommen nur sehr vereinzelt hier vor.

Lagopus subalpinus (Fig. 31 u. 32). Von dieser Art habe ich ein kaum eine Woche altes Exemplar untersucht.

Der Bau der Ösophaguswand stimmt ziemlich mit dem bei Gallus domesticus geschilderten überein.

Das Oberflächenepithel ist von bedeutender Mächtigkeit. Die tiefliegenden Zellen sind rund oder oval, die höher gelegenen polygonal, in die Länge gezogen. Sie haben große, runde oder ovale Kerne, in welchen man gewöhnlich deutlich ein Kernkörperchen wahrnehmen kann. Ihr Protoplasma enthält kleine Keratohyalinkörner, ganz wie es auch vom Ösophagus des Menschen beschrieben ist (Sclavunos). Diese kommen jedoch nicht nur in den oberflächlichen, sondern auch in den tieferliegenden Zellen vor. Die Zellen werden durch eine deutliche Kittsubstanz mit einander verbunden.

Die Drüsen sind bei diesem jungen Vogel kolbenförmig, der Drüsenkörper hat runde Gestalt und liegt mit seinem Fundustheil der inneren Längsmuskelschicht dicht an. Dem Drüsenkörper schließt sich ein ziemlich langer Hals an, der entweder wie in Fig. 32 ganz im Oberflächenepithel eingebettet liegt oder in seinem unteren Theile nur von einem schmalen, von dem übrigen Epithel durch eine dünne Bindegewebsschicht getrennten Mantel umgeben ist.

Die Drüsenzellen sind cylindrisch mit basalen Kernen, die am häufigsten rund, in einzelnen Zellen mehr abgeplattet sind. Gewöhnlich lässt sich in den Zellen ein gegen das Lumen zu gekehrter, heller, mit Schleim gefüllter und ein basaler, protoplasmatischer Theil unterscheiden. Beide Theile gehen jedoch ohne eine scharfe Grenze in einander über. Häufig treten in Theilung begriffene Zellen auf.

Nach dem Ausführungsgange zu nehmen die Drüsenzellen an Höhe ab und gehen allmählich in dessen Zellen über; diese sind im unteren Theile lang und schmal, mit ovalen Kernen. Die Längsachse der Zellen liegt senkrecht zu der Oberfläche der Schleimhaut. Im oberen Theile des engen Ausführungsganges sind sie klein, kubisch, mit runden Kernen. Ihr Protoplasma, das feingranulirt ist, färbt sich durch gewöhnliche Protoplasmafarbstoffe wie die umliegenden, in der Regel größeren Deckepithelien; durch Schleimfarbstoffe wird ihr gegen das Lumen sich wendender Theil schwach gefärbt.

In dem Kropfe dieses jungen Vogels fand ich überall Drüsen, doch weniger entwickelt, sie waren klein, ihre Zellen kubisch mit runden Kernen und wenig schleimhaltig.

Die Ösophagusdrüsen, ihre verschiedenen Formen, deren Zusammenhang. Phylogenie der Drüsen.

Wenn man Fig. 1 — ein Schnitt durch eine Drüse von Larus canus — mit Fig. 14 oder 16 — Schnitte durch Drüsen von zwei Enten — vergleicht, fällt Einem ein ziemlich bedeutender Unterschied auf. Die erste Drüse ist klein, reicht nur ein kurzes Stück in das Bindegewebe hinein, ihr oberes Drittel liegt im Oberflächenepithel eingelagert. Der Drüsenkörper stellt eine einfache Blase dar, von cylindrischen Zellen ausgekleidet. Nach oben setzt er sich in einen Hals fort, der bis zur Ausmündung an die Oberfläche von mehr kubischen, schleimhaltigen Zellen, die sich von dem umgebenden Epithel scharf abgrenzen, austapeziert ist.

Bei den Enten sind die Drüsen lange nicht so zahlreich, sind aber viel größer und strecken sich oft mit ihren unteren Enden bis ganz nahe an die Muscularis heran. Die oberen Theile liegen nicht im Oberflächenepithel eingebettet, wie die erst erwähnten. Die Wand des Drüsenkörpers ist nicht glatt, sondern mit zahlreichen Leisten versehen, wodurch die Höhle der Drüse in mehrere Seitentaschen getheilt wird. Vom Drüsenkörper aus führt ein langer Ausführungsgang nach der Oberfläche der dicken Epithelschicht hin. Dieser Gang ist mit Zellen, die sich kaum merkbar oder gar nicht von dem umliegenden Deckepithel abheben und die keinen Schleim produciren, ausgefüttert.

Die Frage wird nun sein, ob man die mehr komplicirten Drüsen der Enten von den einfacheren Formen, die wir bei Larus treffen, ableiten kann.

Sieht man meine Figuren durch, so wird man zur Überzeugung gelangen, dass eine solche Ableitung ohne Schwierigkeiten sich nachweisen lässt.

Gehen wir von Larus zu Totanus, so stellen sich des letzteren Drüsen mit denen von Larus in den wesentlichen Punkten übereinstimmend dar. Sie sind jedoch etwas größer, stehen nicht so dicht und die Halszellen sind etwas kleiner.

Fassen wir die Verhältnisse bei Corvus und Pica ins Auge, so zeigt sich hier die Zahl der Drüsen kleiner als bei Larus und Totanus, dieselben sind aber beträchtlich ausgedehnter, die sekretorische Oberfläche wird oft von kurzen Bindegewebsleisten, die sich in die Drüsen hineinschieben, vergrößert. Die Halszellen sind hier

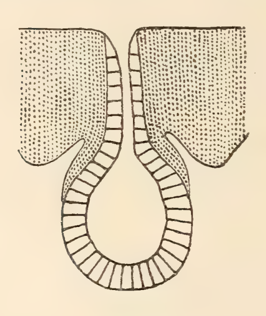
klein, kubisch, enthalten nur wenig Schleim, und weisen nie, wie bei Larus, von Schleim plattgedrückte Kerne auf.

Bei Turdus pilaris und iliacus trifft man die Zahl der Drüsen noch kleiner als bei Corvus. Die Wand der einzelnen Drüsen, die von bedeutender Größe sind, ist wie bei Corvus oft gefaltet. Der lange Ausführungsgang ist mit flachen oder spindelförmigen Zellen ausgekleidet, deren Protoplasma aber auch hier von dem der umliegenden Zellen verschieden ist.

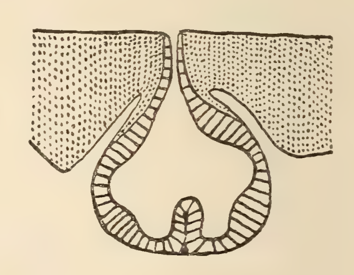
Bei Sturnus vulgaris ist Form und Zahl der Drüsen im Wesentlichen wie bei Turdus. Die Zellen des Ausführungsganges, der hier eine größere Länge besitzt, sind mehr abgeplattet, und im obersten Theile desselben ist der Unterschied zwischen seinen Zellen und den Deckepithelzellen ganz aufgehoben.

Kommen wir dann endlich zu den Enten, so treten uns die Drüsen noch größer entgegen, ihre Wände zeigen sich viel mehr gefaltet, und der Unterschied zwischen den Zellen des Ausführungsganges und denen des Deckepithels ist in der ganzen Länge desselben so gut wie verschwunden.

Durch die nebenstehenden schematischen Textfiguren habe ich den Zusammenhang zwischen einigen verschiedenen Drüsentypen



Textfig. 1.
Larus.

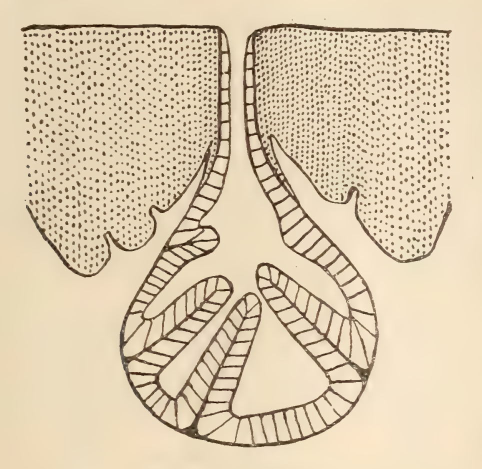


Textfig. 2.
Passer.

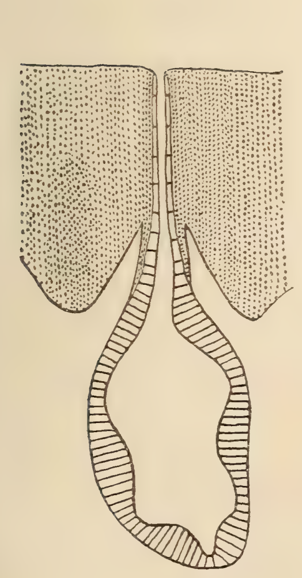
klarzulegen versucht. Sie zeigen auf der einen Seite (1—3) die Entwicklung zu Formen, wie sie sich beim Huhn finden und auf der anderen Seite (1, 4—5) zu solchen, wie sie bei den Enten zu Tage treten.

Die kleinen Drüsen, die wir bei Larus finden, produciren natürlich viel weniger Schleim als die großen bei Anas, aus diesem Grunde treten sie aber bei dem ersteren in viel größerer Anzahl auf, und wir sehen dort, dass alle Zellen der Drüse, sowohl die des

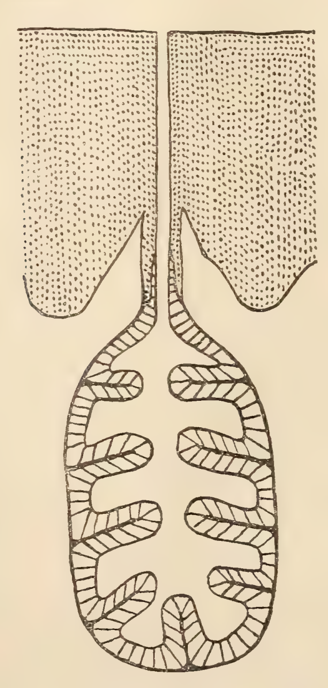
Drüsenkörpers, wie die des Halses, das Vermögen besitzen, Schleim abzusondern. Ja, wir haben z. B. bei Sterna beobachtet, dass die



Textfig. 3. Gallus.



Textfig. 4. Turdus.



Textfig. 5. Anas.

Sekretion unter gewissen Bedingungen hauptsächlich von den Zellen des Ausführungsganges besorgt wird.

Diese Übersicht zeigt uns nun, wie die Drüsen an Zahl ab-, an Größe aber zunehmend, sich von der Oberfläche entfernt und in das unterliegende Bindegewebe eingesenkt haben, und wie die Zellen des Ausführungsganges hierdurch ihr sekretorisches Vermögen verloren haben. Diese Umwandlung der Zellen des letzteren ist mit einer Verdickung des Oberflächenepithels Hand in Hand gegangen, so dass bei den Arten, bei welchen das Oberflächenepithel am dicksten ist, auch die Zellen des Ausführungsganges am meisten verändert worden sind.

Den früheren Angaben über die Natur der Halszellen füge ich folgende Maße hinzu:

	Größter Durchmesser des Drüsenkörpers	Länge der Drüse von der Oberfläche der Schleimhaut bis zum Fundus	Dicke des Oberflächen-epithels	Zahl der Drüsen in einer Wand-strecke von 1,07 mm
Larus canus	0,075 mm	0,182 mm	0,096	15
Turdus pilaris	0,118 »	0,321 »	0,172	10
Anas Penelope	0,321 »	0,792 »	0,353	5

Was die Zahl der Drüsen betrifft, so stimmen meine Resultate mit denen der früheren Untersucher überein. Wo dieselbe nicht schon in den oberen Theilen des Ösophagus ganz dicht stehen, da nimmt ihre Zahl, wie gewöhnlich auch ihre Größe, gegen den Drüsenmagen hin zu. Mit Recht hebt Oppel (XXI, p. 91) diesen Unterschied gegenüber dem Verhältnis bei den Säugern hervor, bei welchen man die größte Zahl der Drüsen meistens in dem oberen Theile des Ösophagus findet.

Es zeigt sich auch durch die Untersuchung von neugeborenen Thieren und Embryonen, dass die Drüsen in dieser unteren Partie des Ösophagus erst ihre volle Entwicklung erreichen. Fügen wir noch die Thatsache hinzu, dass die Drüsen bei einigen Vögeln (Psittacidae, Tauben) nur auf diese Region beschränkt sind, dann scheinen mir alle diese Verhältnisse für die Auffassung zu sprechen, dass die Drüsen bei den Vorfahren der Vögel an dieser Stelle erst aufgetreten sind.

Bezüglich der Zahl und Größe der Drüsen bei nahe verwandten Arten sind uns ziemlich große Variationen begegnet. Als ein Beispiel kann man die Verhältnisse bei Colymbus und Podiceps erwähnen. Bei dem ersteren sehen wir kleine, kolbenförmige Drüsen, bei dem letzteren dichtstehende, größere keulenförmige, deren sekretorische Oberfläche oft durch Bindegewebsleisten vergrößert wird — ein Unterschied, der wahrscheinlich mit der verschiedenen Lebensweise dieser beiden Arten in Zusammenhang zu bringen ist, da Colymbus ausschließlich Fischfresser, Podiceps dagegen hauptsächlich Insectivor

ist. Ein ähnliches Verhältnis findet sich unter den Enten zwischen Mergus und den übrigen Arten. Bei dem ersteren — auch einem Fischfresser — ist die Zahl der Drüsen ganz auffallend kleiner als bei den granivoren Enten.

In der Beschreibung der Drüsen bei den verschiedenen Vögeln habe ich die Bezeichnungen »tubulös« und »acinös« oder »alveolär« nicht benutzt, dadurch bewogen, dass bei einer großen Zahl von Arten die Form der Drüsen so variirt, dass sie an einigen Stellen typisch alveolär, an anderen dagegen, wo sie dicht an einander stehen, ganz schlauchförmig sind; zwischen diesen Grenzen sind alle Übergänge vorhanden. Man sieht auch in der Litteratur, dass ein Verfasser die Drüsen als »schlauchförmig« benennt (Teichmann, XXXI, p. 239), während ein anderer (Barthels, I, p. 659) diese Angabe »als eine sonderbare und unrichtige Bezeichnung« tadelt, und hervorhebt, dass »die Drüsen im Ösophagus der Vögel ausschließlich acinös sind«.

Wenn man diese Bezeichnungen benutzen wollte, müsste man die meisten als tubulo-alveolär charakterisiren, was doch sehr wenig besagen würde. Ich kann nur Heidenhain darin beistimmen, dass es von keiner großen Wichtigkeit ist, ob eine Reihe Drüsen schlauch-, keulen- oder kolbenförmig sei, wenn nur ihr sekretorisches Epithel dasselbe bleibt.

Die Ösophagusdrüsen bei den Vögeln sind Schleimdrüsen, darin stimmen alle Autoren überein, und die Zellen zeigen alle die gewöhnlichen Eigenschaften der Schleimzellen.

Man kann in, mit Schleim nur mittelmäßig gefüllten Zellen einen basalen, protoplasmatischen Theil unterscheiden, in welchem sich der Kern befindet, und einen gegen das Lumen zu gekehrten, hellen, mit Schleim gefüllten Theil, in welchem man das Protoplasma nur als ein feines Wabenwerk bemerkt. Die Grenze des letzteren Theiles gegen das Lumen zu trifft man immer scharf an, sie ist aber nicht von einer wahrnehmbaren, zusammenhängenden Membran oder Theca bedeckt.

Das Größenverhältnis zwischen den zwei Theilen der Zelle wechselt nach dem Sekretionsstadium in der Weise, dass der protoplasmatische Theil, wenn die Zelle mit Schleim gefüllt ist, bis zu einem Minimum um den gegen die Basis plattgedrückten Kern eingeschränkt ist. Die Grenze zwischen den beiden Theilen zeigte sich mir bei einigen Arten auffallend ausgeprägt (vgl. Fig. 24), so dass das Bild an Magenzellen erinnerte.

An der Basis des einschichtigen Drüsenepithels treten bei mehreren Arten — ihr Vorkommen bei Anatidae und Gallidae habe ich nicht feststellen können — plattgedrückte Zellen auf, die Basalzellen. Diese bilden, wie ich oben bei Larus ausführlich geschildert habe, die Fortsetzung desjenigen Epithelmantels, der sich vom Oberflächenepithel mehrere Zellenschichten dick um den obersten Theil der Drüse ausbreitet.

Diese Zellen haben denselben Ursprung wie die Drüsenzellen und gehören der peripheren Schicht der für die Drüsenanlage bestimmten Epithelknospe an, die vom Oberflächenepithel sich in das Bindegewebe hineinsenkt.

Ich habe sie mit dem ganz indifferenten Namen »Basalzellen« bezeichnet; der Name »Randzellen«, den ihnen BARTHELS gegeben hat, leitet den Gedanken auf die bei Säugern so bezeichneten, specifischen, von den Schleimzellen verschiedenen Drüsenzellen hin. Man sieht, wie früher erwähnt, dass die Gedanken BARTHELS' auch diese Richtung genommen haben.

Ob diese Zellen vielleicht in dieselbe Klasse wie die bei den Säugethieren vorkommenden Korbzellen zu verlegen wären, ist eine andere Frage.

Was die Verhältnisse dieser Basalzellen weiter betrifft, werde ich hier noch einen Specialfund anführen. Von den drei Exemplaren von Podiceps auritus, die ich zur Untersuchung hatte, konnte das eine erst zwei Stunden, nachdem es geschossen war, konservirt werden. An den Schnittpräparaten zeigte sich hier, dass das sekretorische Epithel sich als eine zusammenhängende Schicht sowohl im Halse als auch im Drüsenkörper losgelöst hatte. Ich fand nun, dass die mit dem Oberflächenepithel in deutlich sichtbarem Zusammenhang stehende Basalzellenschicht den Drüsenzellen bei ihrer Loslösung nicht gefolgt, der ursprünglichen Form der Drüse aber entsprechend, als eine einfache Schicht platter Zellen mit dem umgebenden Bindegewebe in Verbindung geblieben war. Die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen dieser Schicht waren nicht zu sehen. Die deutlichen ovalen Kerne der Basalzellen, die größer als die des umliegenden Bindegewebes waren, ragten in die zwischen dieser und der losgelösten Cylinderzellenschicht gebildete Spalte bauchig hinein, und diesen vorspringenden Kernen entsprachen Einbuchtungen zwischen den Basaltheilen der Drüsenzellen.

Dass diese Basalzellen hier eine zusammenhängende epitheliale Hülle um die Drüse, außerhalb der Sekretzellen bil-

deten, konnte an diesen Präparaten deutlicher als bei allen anderen von mir untersuchten Vögeln beobachtet werden.

Die Regeneration des Drüsenepithels geht überall im Drüsenkörper vor sich. Bei allen Arten, die mir bei den vorliegenden Untersuchungen zur Verfügung standen, habe ich ohne Schwierigkeit Mitosen im Epithel finden können. In größerer Menge kommen sie jedoch nur bei den jungen Thieren vor. Die in Theilung begriffenen Zellen nehmen eine runde Form an, der centrale Theil bekommt ein stark lichtbrechendes Aussehen und färbt sich nicht durch Schleimfarben, während der periphere sich durch solche färben lässt. Die Achse der achromatischen Spindel trifft man nach allen Richtungen liegend, ohne dass sie eine bestimmte Beziehung zu der Epithelschicht als Ganzes hat.

Wie schon früher hervorgehoben, stehen bei den erwachsenen Thieren die Basalzellen in keiner Verbindung mit der Neubildung der Drüsenzellen.

Die Verhältnisse bei den Vögeln stimmen, wie man bemerken wird, ziemlich mit den von Bizozzero und Vassale[1] bei den Säugethieren geschilderten Regenerationsverhältnissen überein.

Von den früheren Untersuchern beschäftigt sich nur Rubeli mit der Frage: Sekretion und Regeneration in den Ösophagusdrüsen bei den Vögeln. Er sagt hierüber (XXIX, p. 55):

»Ich habe beim Studium meiner Präparate genügend Gelegenheit gehabt, mit Bezug auf die Sekretion Folgendes feststellen zu können: Die Sekretion kann nach zwei verschiedenen Modi vor sich gehen, entweder in der Weise, dass sich ganze Sekretionszellen aus dem epithelialen Verband loslösen und sich dem Sekret beimischen (Schwein, Schaf, Huhn und Taube), oder so, dass nur ein Theil des Zellprotoplasmas (Mucin) ausgestoßen wird, nachdem an der freien Seite der Zelle die periphere Rindenschicht geschwunden resp. abgesprengt ist (Pferd, Hund und Katze).

Der erste Modus entspricht der Heidenhain'schen Ansicht. In diesem Fall müssen verschiedene Möglichkeiten aus einander gehalten werden. Entweder grenzt die Zelle, die abgestoßen werden soll, unmittelbar an die Membrana propria und hat auch neben sich nur annähernd gleichartige Zellen; dann entsteht nach Abstoßung derselben ein Defekt, der nur von den Seiten her durch Nachdrängen der Nachbarzellen, in letzter Linie durch Verbreiterung derselben oder durch Zelltheilung nach Ebenen, die zur Unterlage senkrecht stehen, zugedeckt werden kann. Oder am Fuß der sich ablösenden Sekretionszelle haben sich jugendliche Ersatzzellen, eventuell durch vorangegangene Theilung jener Drüsenzelle selbst, gebildet. Mag nun der eine oder andere Modus der

---

[1] Über die Erzeugung und physiologische Regeneration der Drüsenzellen bei den Säugethieren. Virchow's Archiv für pathologische Anatomie. Bd. CX 1887.

Regeneration in Frage kommen, so wird man doch zu gewissen Zeiten in solchen Drüsen einen größeren Reichthum von Kerntheilungsfiguren erwarten dürfen. Der Umstand, dass mir solche Bilder nicht aufgestoßen sind, ist jedoch, wie mir scheint, nicht beweiskräftig genug, um in denjenigen Fällen, in welchen sich das Sekret mit einer Menge von abgesprengten kernhaltigen Sekretionszellen durchsetzt fand, die Annahme fallen zu lassen, nach welcher die Sekretion hier in Abstoßung ganzer Zellen besteht. Ich fand ein solches Verhalten beim Schwein, Schaf, Huhn und bei der Taube, nachträglich auch beim Pferd.«

Dasselbe Bild, in welchem das ganze Lumen der Drüse mit abgestoßenen Epithelzellen ausgefüllt ist, wie Rubeli beschreibt, auf welche Beobachtung sich stützend er seinen ersten Sekretionsmodus »feststellt«, tritt bei Vögeln wie bei Säugethieren nur, wenn das Material längere Zeit nach dem Eintreten des Todes fixirt wird, zu Tage, sonst nicht. Wir haben also die Rubeli'schen Ersatzzellen, von denen er auch selbst keine Spur gesehen hat, nicht nöthig.

Die Entleerung des Sekrets scheint ganz allmählich vor sich zu gehen. Eine Ausstoßung der Zellen oder ein Platzen derselben habe ich nie bemerkt. Jede Zelle grenzt an das Lumen, und aus diesem Angrenzungstheile scheint der Schleim herauszufließen, während im Basaltheile immer neuer Schleim gebildet wird. Das verschiedene Verhältnis zwischen der Schnelligkeit der Entleerung und Neubildung spiegelt sich in der Form und den tinktoriellen Eigenschaften der Zelle ab.

Sehr oft sieht man an Schnittpräparaten den coagulirten Schleim als feine Fäden von den Oberflächen der Drüsenzellen ins Lumen hinein führen und sich hier mit ähnlichen von anderen Zellen ausgehenden vereinigen; die Zellen können in solchen Fällen das Aussehen von Flimmerepithelien haben.

Eine Frage von einigem Interesse ist die Regeneration der Halszellen.

A priori wäre an drei Möglichkeiten zu denken:

Sie könnten 1) vom Epithel des Drüsenkörpers, wie die Oberflächenepithelien des Darmes von den Lieberkühn'schen Krypten, oder

2) von den umliegenden Epithelzellen rekrutirt werden, oder endlich

3) durch Theilung im Halse selbst entstehen.

Für die erste Annahme könnte der allmähliche Übergang der Zellen im Drüsenkörper und im Halse in einander sprechen, und weiter könnten als Bekräftigung dieser Auffassung Bilder gedeutet

werden, wie wir sie von Sterna kennen, wo die Halszellen groß, mit Schleim gefüllt waren, die Drüsenkörperzellen kleiner, oft in Theilung vorgefunden wurden.

Die zweite Annahme würde sich auf die Wahrnehmung gründen, dass die Halszellen ursprünglich von den Oberflächenepithelzellen gebildet sind.

Bei den erwachsenen Thieren habe ich im Ausführungsgange nie Mitosen höher gegen die Oberfläche zu, als man diese im umliegenden Epithel findet, getroffen. An dieser Stelle dagegen, also in der Höhe der Basalschicht des Oberflächenepithels, habe ich bei verschiedenen Vögeln, bei welchen die Zellen des Ausführungsganges sich durch ihren Schleimgehalt von dem umliegenden Epithel unterscheiden, das Vorkommen von Mitosen noch feststellen können.

Für die Annahme irgend einer Wanderung der Zellen aus dem Drüsenkörper gegen die Oberfläche zu, entsprechend dem ersten als möglich gedachten Falle, scheinen also keine stichhaltigen Gründe vorzuliegen.

Die obersten Zellen des Ausführungsganges werden mit denen des Deckepithels abgestoßen, und die Neubildung der ersteren geht wie die der letzteren von den tief gelegenen Schichten aus vor sich. Dasselbe scheint auch der Fall zu sein bei den Arten, bei welchen ein Unterschied zwischen den Zellen des Ausführungsganges und denen des Deckepithels nicht besteht. Wachsthum und Absterben der Ausführungsgangszellen scheint also gleich rasch stattzufinden wie bei den Deckepithelien und im Zusammenhang mit diesen.

Nachdem wir oben den Bau der Drüsen, die verschiedenen Formen derselben und den Zusammenhang dieser Formen unter einander betrachtet haben, bleibt uns noch übrig, was wir über die Phylogenie dieser Drüsen sagen können, kurz zu erwähnen.

Während die nahe Verwandtschaft der Vögel mit den Reptilien wohl jetzt als eine über jeden Zweifel erhobene Thatsache gelten kann, ist die Frage, ob gewisse Reptilienklassen den Vögeln näher stehen als andere, von den verschiedenen Autoren recht abweichend beantwortet worden; so hat man in den Dinosauriern, Pterosauriern, Lacertiliern und Crocodiliern die nächsten Verwandten resp. Vorfahren der Vögel gesucht. (Es sei auf das Kapitel: »Über die Abstammung der Vögel aus dem gemeinsamen Stocke der Sauropsiden und ihre Beziehungen zu den Reptilien« bei FÜRBRINGER [VIII, p. 1592] hingewiesen.) Was uns hier besonders interessirt, sind die Berührungspunkte im Bau der Eingeweide der Vögel und der verschiedenen

Reptilienklassen. Hier kommen vor Allen die Crocodilier und Chelonier in Betracht, vielleicht besonders die ersteren. Von den Ösophagusdrüsen, wie überhaupt dem mikroskopischen Bau der Ösophaguswand der Crocodilier, wissen wir aber leider nichts. Wir müssen uns also an die Chelonier halten. Von diesen sind besonders Emys europaea und Testudo graeca genauer untersucht worden.

Bei Emys, mit deren Untersuchung ich mich auch selbst beschäftigt habe, sind, wie auch die meisten früheren Untersucher zugeben, eigentliche Drüsen nicht vorhanden. Die Wand trägt aber sowohl Längs- als auch Querfalten, und besonders oberhalb des Überganges des Ösophagus in den Magen stößt man auf grubenförmige Einsenkungen, die mit dem mehrschichtigen, an Flimmerzellen reichen Epithel des Ösophagus ausgekleidet sind. Bei dem Exemplare, das mir zur Verfügung stand, war das Epithel zweischichtig, die der Oberfläche zu gelegenen klaren Zellentheile färbten sich alle mit Delafield's Hämatoxylin.

Bei Testudo graeca kommen ausgebildete Drüsen vor. Diese sind von Oppel (XXI, p. 86—87) genau beschrieben; sie haben Flaschenform. Die Zellen des Drüsenkörpers bestehen aus zweierlei Elementen: Becherzellen und Flimmerzellen. Im Ausführungsgange schwinden die Flimmerzellen, die Becherzellen werden niedriger und gehen in ein kubisches Epithel über, welches zur Oberfläche führt. Das Oberflächenepithel ist mehrschichtig und wird von einigen Untersuchern als ein geschichtetes Pflasterepithel, dessen oberflächliche Schicht niedrige Schleimzellen darstellt, geschildert.

Oppel macht auf das eigenthümliche Verhältnis, dass Flimmerzellen in den Drüsen zwischen den Schleimzellen vorkommen, aufmerksam. Er schließt aus diesem Funde, wie mir scheint mit vollem Rechte, dass diese Drüsen bei den Reptilien als Neuerwerbungen aufzufassen sind. Dieser Schluss stimmt ja auch vollständig mit dem Bilde bei Emys überein. Von den einfachen Einsenkungen des Oberflächenepithels bei letzterer lassen sich aber nach meiner Ansicht die Drüsen bei Testudo leicht ableiten. Während die Epithelauskleidung dieser Drüsen den Charakter des Oberflächenepithels von Emys bewahrt hat, scheint dieses letztere bei Testudo in der Weise verändert zu sein, dass es seine Flimmerzellen verloren und sich zu einem mehrschichtigen Deckepithel umgebildet hat, wodurch sein schleimsekretorisches Vermögen im Vergleich zu dem Epithel bei Emys zurückgegangen ist.

Vergleichen wir nun die bei Testudo dargestellten Drüsen mit denen, welche wir bei den Vögeln kennen gelernt haben, so fällt uns auf, dass von diesen die bei Larus und verschiedenen anderen Vögeln vorkommenden sowohl in der Form als auch im Bau am meisten denen bei Testudo gleichen. Die Ableitung der ersteren von den letzteren lässt sich nach meiner Ansicht nicht schwieriger durchführen, als die Ableitung der Testudodrüsen von den Epitheleinsenkungen bei Emys.

Es tritt uns nur hier eine noch größere Differenzirung zwischen Oberflächenepithel und Drüsenepithel entgegen als bei Testudo. Ersteres hat sich bei den Vögeln als ein mächtiges Deckepithel ausgebildet und sein schleimproducirendes Vermögen, das schon bei Testudo abgenommen hatte, gänzlich verloren, das Epithel der Drüsen hat seinerseits den Charakter des Oberflächenepithels, der sich bei Testudo noch durch das Vorkommen von Flimmerzellen zwischen den Drüsenzellen manifestirte, vollständig eingebüßt und sich zu einem rein schleimproducirenden Drüsenepithel entwickelt, das durch einen Hals mit der Oberfläche in Verbindung steht. Die Zellen des letzteren stehen in vielen Beziehungen dem ursprünglichen Oberflächenepithel nahe.

Wir sehen so, dass der Unterschied zwischen den Drüsen bei Testudo und z. B. denen bei Larus nicht viel größer ist als der zwischen den Drüsen des letzteren und den bei den Enten vorkommenden.

Die Entwicklung der komplicirteren Formen bei den Enten, der zu folgen wir oben versucht haben, bezeichnet nur ein weiteres Fortschreiten auf dem Wege, auf welchem wir von Testudo zu Larus gelangt sind (vgl. p. 543).

In diesem Zusammenhange möchte ich auch auf den Bau der Drüsen, die im Endtheile des Ösophagus bei Larus canus und einigen anderen Vögeln vorkommen, welche später auch erwähnt werden sollen (vgl. p. 528 und Fig. 6), hinweisen.

B. Magen.

Historische Übersicht. Drüsenmagen. Bischoff (1838) ist nach Bergmann der Erste, der den zusammengesetzten Bau der Drüsen gesehen hat. Molin (1852) hat das Verdienst der richtigen Ansicht Eingang verschafft zu haben. Glaettli (X, 1852) sieht bei einigen Vögeln die zusammengesetzten Magendrüsen aus einer Menge cylindrischer kleiner Blindsäcke aufgebaut, welche sich gegen einen centralen Kanal öffnen.

Kahlbaum (XV, 1854) findet im Drüsenmagen einfache und zusammen-

gesetzte Drüsen. Bei Hühnern sind die Drüsen größer als bei anderen Vögeln.

Die schon bei Batrachiern und den beschuppten Reptilien sich findende gruppenweise Anordnung der Magendrüsen finden, nach Leydig (XVII, 1854; XVIII, 1857), ihren schärfsten Ausdruck im Drüsenmagen der Vögel, indem hier eine größere Anzahl von Schlauchdrüsen durch eine gemeinsame Hülle zu einem abgeschlossenen Packet verbunden wird.

Bergmann (II, 1862) findet an der Innenfläche des Drüsenmagens eine auf dem Epithel liegende homogene Schicht, die vielleicht als ein Gerinnungsprodukt zu deuten ist. Die Schleimhaut ist mit zierlich angeordneten Papillen und Kanten der Leisten versehen. Die Thäler zwischen den Leisten enthalten eine Menge von rundlichen oder ovalen Vertiefungen, welche man als Drüschen ansprechen könnte. Bei nicht wenigen Vögeln kommt ihnen der Charakter von kleinen Drüsen wohl sicher zu. Die eigentlichen Magensaftdrüsen sind nicht so gleichmäßig einfach, wie Molin es meinte. Man muss zwei oder drei Typen unterscheiden. Erster Typus: Alle Drüsenbläschen münden direkt in den Centralraum. Zweiter Typus: Die Drüsenbläschen münden durch untergeordnete Ausführungsgänge in den Hauptausführungsgang, welcher sehr kurz sein kann (Staar, Sperling, Krähe etc.). Dritter Typus: nicht sämmtliche Drüsenbläschen münden durch einen Hauptkanal in die Magenhöhle, sondern eine Anzahl kleinerer Ausführungsgänge neben einander bewirkt die Ausleerung des Sekretes (Cypselus apus).

An der inneren Oberfläche des Vormagens der Taube erhebt sich die Schleimhaut, nach Hasse (XIII, 1865) zu papillen- und leistenförmigen Hervorragungen. An Flächenschnitten erscheinen diese als Kreise oder länglichrunde Figuren, bedeckt von dem der Schleimhaut eigenthümlichen Epithel, einem einfachen cylinderförmigen. Auf der inneren Oberfläche finden sich ferner die punkt- oder spaltförmigen Öffnungen der Ausführungsgänge der kegelförmigen Drüsen. Diese zeigen in der Tiefe ein pflasterförmiges, gegen das freie Lumen und den Ausführungsgang hin ein cylindrisches Epithel wie das der Schleimhaut. Die Drüsen sind nicht einfach, sondern ein Packet solcher von schlauchförmiger Gestalt. Die einzelnen Schläuche laufen wie Radien zu der Achse des ganzen Packetes. Das Cylinderepithel der Drüsen bildet die unmittelbare Fortsetzung des Epithels der Schleimhaut ins Innere des Packetes hinein. Das schleimige Sekret des Vormagens besteht aus lauter Zellen, und zwar zum größten Theil aus pflasterförmigen, wie das Epithel der Drüsen.

In einer späteren Arbeit (XIV, 1866) hat Hasse mehrere Vögel untersucht. Beim Huhn sind die Drüsen flaschenförmig, zusammengesetzt aus einer Menge einzelner schlauchförmiger Drüsen. Das sie auskleidende pflasterförmige Epithel zeigt dasselbe körnige, granulirte Aussehen wie bei den Tauben. Die einzelnen Zellen sind kugelrund. Auch hier scheinen die bei der Taube vorkommenden leistenförmigen Erhabenheiten zwischen den einzelnen Drüsen nicht zu fehlen. An Querschnitten der Drüsen sieht man inmitten des freien Lumens, gegen welches die schlauchförmigen Drüsen ausstrahlen, mit einem hellen, höheren Cylinderepithel bekleidete Vorsprünge. Der freie Hohlraum mündet dann durch einen längeren Ausführungsgang. In der Tiefe der Schleimhaut senken sich einfach schlauchförmige Gebilde in diese hinein; deren Lumen ist namentlich im Grunde ein sehr geringes, hier ist das Epithel pflasterförmig, nach oben wird es mehr cylindrisch. Auch bei der Taube sind diese Gebilde vorhanden. Bei Psittacus undulatus waren in den Drüsenpacketen nicht wie bei Huhn

und Taube zweierlei Epithelformen zu unterscheiden, sondern überall nur das pflasterförmige Drüsenepithel. Bei Fringilla canabina war das Drüsenepithel theils ein granulirtes, pflasterförmiges, theils, und zwar in dem Hohlraume, ein mehr cylindrisches. Beim Sperling traten ganz ähnliche Verhältnisse auf.

Das Pflasterepithel des Ösophagus setzt sich, nach GRIMM (XII, 1866), bei Phasianus gallus eine Strecke weit in den Drüsenmagen fort und geht allmählich in ein Cylinderepithel über, diesem liegt eine strukturlose Schicht auf. Die Schleimhaut enthält zwei Arten von Drüsen. Die zusammengesetzten Drüsen sind im Anfange des Magens unilobär, später multilobär. In jeder Drüse findet sich ein Hohlraum, in diesen münden unter einem rechten Winkel zahlreiche cylindrische Schläuche, von einander durch eine strukturlose Membran geschieden und von runden, stark granulirten Zellen ausgekleidet. Der Hohlraum der ganzen Drüse besitzt nur in dem der Mündung nächsten Abschnitte die Beschaffenheit eines Ausführungsganges, die Wandung wird hier von Epithelzellen, welche der Oberfläche des Magens gehören, gebildet. Die einfachen Drüsen finden sich zwischen den Ausführungsgängen der zusammengesetzten, haben eine cylindrische Gestalt und enthalten bis zum Grunde hin Cylinderzellen. Die Magenschleimhaut des Fischadlers hat einen ähnlichen Bau; die zusammengesetzten Drüsen sind hier aber nur unilobär.

WILCZEWSKI (XXXIV, 1870) untersuchte den Magen von Taube und Elster. Die Schleimhaut besitzt ein großes Cylinderepithel und zeigt eine Menge kleiner, schlauchförmiger Drüsen, die ein Cylinderepithel haben, welches bis auf eine gewisse Tiefe mit dem der Magenschleimhaut identisch ist, auf dem Grunde sind diese Zellen kleiner und trüber als die an der Mündung. Zwischen diese Drüsen drängt sich der Ausführungsgang der großen Magendrüsen. Diese bestehen aus einem Hauptgange und einer Menge von Nebengängen, welche ziemlich senkrecht in den Hauptgang münden. In seinem unteren Theile bildet dieser eine Menge kleiner Ausbuchtungen, die um so zahlreicher werden, je tiefer man vordringt. Die großen Cylinderzellen der Schleimhaut dringen in die Mündung des Hauptganges ein und bekleiden ihn bis ungefähr zur halben Höhe der Schleimhaut. Von hier an beginnt das ihm eigene Cylinderepithel, dessen Zellen eine regelmäßige cylindrische Form haben, scharf begrenzt, wenig trüb sind und einen deutlichen Kern, der stets an ihrer Basis sitzt, aufweisen. Die Nebengänge sind schmale Gänge, die mit einem Epithel polygonaler Zellen bekleidet sind. Häufig vereinigen sich zwei solcher Gänge in ihrem Verlauf und münden gemeinschaftlich in den Hauptgang. Die Zellen sind äußerst vergängliche Gebilde, von ungefähr kubischer oder polygonaler Gestalt, das Protoplasma stark granulirt, trüb und dunkel. Der Kern liegt central. Das Cylinderepithel des Hauptganges dringt öfters in die Nebengänge ein.

Bei Vögeln hört, nach KLEIN (XVI, 1871), beim Übergange des Ösophagus in den Drüsenmagen das geschichtete Pflasterepithel des ersteren mit einem gezackten Rande auf, und an seine Stelle tritt eine einfache Lage cylindrischer Zellen. Die Oberfläche der Schleimhaut zeigt eine große Zahl von knopfförmigen Erhabenheiten, an deren abgerundeter Spitze die Eingangsöffnung zu den Drüsensäcken zu erkennen ist. Außerdem zeigt sie eine nach abwärts zunehmende Menge mikroskopischer Zöttchen, Fältchen oder Leistchen, welche der Ausdruck zweier an einander stoßender und neben einander ausmündender kurzer Schläuche sind. In der unteren Hälfte des Drüsenmagens nehmen die einfachen Schläuche gegen das zwischen diesem und dem Muskelmagen gelegene

Zwischenstück in dem Maße an Zahl zu als die Drüsensäcke an Größe abnehmen. Was den Bau der zusammengesetzten Drüsen betrifft, citirt KLEIN BERGMANN's Angaben.

REMOUCHAMPS (XXVII, 1880) beschreibt die Drüsen von Rhea americana.

CATTANEO (III, 1884) ist der Erste, der ein größeres Material untersucht hat. Dies scheint aber für eine histologische Untersuchung, was Konservirung betrifft, wenig geeignet gewesen zu sein. Die Oberfläche der Schleimhaut ist entweder glatt oder mit »Villi« versehen, das Epithel bei einigen Vögeln mehrschichtig, bei den meisten einschichtig; an den Tafeln des Verfassers wird es immer als kubisch dargestellt und an den Spitzen und der Basis der »Villi« ganz gleichartig. Von den Falten und den zwischen diesen ausmündenden Blindsäcken, welche schon BERGMANN und HASSE genauer beschrieben, wird nie gesprochen; die Figuren beweisen auch, dass CATTANEO dieselben nicht gesehen hat. Die zusammengesetzten Drüsen bilden entweder eine Schicht oder zwei solcher. Ihre äußere Form bei den verschiedenen Arten wird zuvor beschrieben; genauere Angaben über den Bau desselben fehlen jedoch. Die Drüsenzellen werden als rund, bei der Taube tropfenförmig geschildert, sie haben ein granulirtes Protoplasma und einen runden Kern.

Die ausführlichste Arbeit über den Magen der Vögel verdanken wir CAZIN (IV, 1887). Nach ihm sind die Drüsen des Vormagens bei den meisten Vögeln unilobär, multilobär beim Huhn, der Gans und noch einigen. Die Drüsen sind immer nur in einer Lage angeordnet (gegen CATTANEO's Angaben). Jede unilobäre Drüse und jedes Drüsenläppchen der multilobären wird durch eine Anhäufung von blindsackförmigen Schläuchen gebildet, die von granulirten Zellen ausgekleidet sind und sich in eine Centralhöhle ergießen, welche als gemeinschaftlicher Ausführungsgang dient. In den multilobären Drüsen münden die Centralhöhlen der Läppchen in eine gemeinschaftliche Höhle, die sich wieder selbst in den Magen öffnet. Die Oberfläche der Centralhöhle, die meistens mit unregelmäßigen Falten versehen ist, wird bis zur Mündung der Drüsen bald von einem gewöhnlichen cylindrischen Epithel (Huhn, Schwalbe), bald von einem Schleimzellenepithel überkleidet (Sperling, Taube, Ente u. m.). Bei den Drüsen, welche auch Schleimzellen enthalten, münden die Drüsenschläuche, anstatt sich direkt in die Höhle des Läppchens oder der Drüsen zu öffnen, im Allgemeinen durch Vermittelung von weiten und kurzen Sammelröhren, die regelmäßig von Schleimzellen ausgekleidet sind. Die Drüsen enthalten so zwei Zellarten. Dieselben sind niemals in demselben Schlauche gemischt, sie sind aber lokalisirt, und zwar die einen in den Drüsenschläuchen, welche an der Peripherie der Drüsen liegen, die anderen in ihrem centralen Theil, d. h. in der gemeinschaftlichen Höhle und in den Sammelröhren. Die Schleimhaut trägt breite, dicke Falten, die sich koncentrisch um die Ausmündungsstellen der Drüsen reihen. Die Blindsäcke sind oft wenig entwickelt. Das Oberflächenepithel ist prismatisch, nach dem Grunde der Blindsäcke zu an Höhe abnehmend.

POSTMA (XXVI, 1887) beschreibt den Drüsenmagen bei denselben Vögeln, deren Ösophagus er, wie früher erwähnt, untersucht hat. Beim Larus argentatus unterscheidet er in den zusammengesetzten Drüsen dreierlei Epithel: Der Ausführungsgang besitzt hohe Cylinderzellen, wie die Magenoberfläche, der Centralraum der Drüse ein Cylinderepithel mit kleinen Zellen, die einen centralen Kern besitzen; das Epithel der Drüsenschläuche ist stark granulirt; es sind polygonale Zellen mit central gelegenem Kern. Neben den zusammen-

gesetzten Drüsen kommen zahlreiche Gruben vor, diese besitzen ein kleinzelliges Epithel und scheinen kleine Drüsen zu sein. Die Schleimhaut ist glatt. Bei der Taube findet der Verfasser den Drüsenmagen so, wie HOME (1814) ihn beschrieben hat. Bei Alcedo ispida kommen auch, was ältere Untersucher (MECKEL, 1829) geleugnet haben, zusammengesetzte Drüsen vor. Die Angaben von BERGMANN über die Drüsen bei Cypselus apus bestätigt der Verfasser. Die kleinen Drüsen unterscheiden sich auch von denen bei Larus, indem sie gewunden verlaufen und sich verzweigen. Der Drüsenmagen von Turdus merula ist wie der der Taube gebaut. Die Drüsenschläuche, welche die zusammengesetzten Drüsen bei Nucifraga caryocatactes bilden, vereinigen sich zu Ausführungsgängen, welche dann in das Centrallumen einmünden.

TEICHMANN (XXXI, 1889) findet im Drüsenmagen der Taube nur eine Art von Drüsenzellen, und zwar sind diese den Belegzellen des Säugethiermagens sehr ähnlich. Bei der Krähe hingegen, einem kropflosen Vogel, enthält der Drüsenmagen auch Gruppen solcher Drüsen, wie sie im Taubenkropf vorkommen.

Genaue Angaben über den Bau des Drüsenmagens vom Huhn, Kanarienvogel und Falken hat OPPEL (XX, 1896) gegeben.

Muskelmagen. Aus der ziemlich großen Litteratur über die Schleimhaut des Muskelmagens soll hier nur erwähnt werden, dass MOLIN und BERLIN (1852) wohl die Ersten waren, welche die »Hornschicht« in Verbindung mit den Drüsen brachten. Diese Lehre wurde durch die Arbeiten von LEYDIG (XVII, 1854 und XVIII, 1857), FLOWER (VII, 1860), CURSCHMANN (V, 1866), HASSE (XIV, 1866), GRIMM (XII, 1866) und WILCZEWSKI (XXXIV, 1870) bestätigt und durch neue Details auch über die Drüsen ausgedehnt.

Von späteren Untersuchungen nenne ich die von CATTANEO (III, 1884) und CAZIN (IV, 1887).

CAZIN referirt in seiner Arbeit ausführlich die Angaben von CATTANEO und kritisirt diese auch so genau, dass ich einer nochmaligen Anführung derselben überhoben zu sein glaube, besonders da ich mich in allen wesentlichen Punkten dieser Kritik CAZIN's anschließen muss.

Die Drüsen findet CAZIN bald gleichmäßig in der Schleimhaut verbreitet, bald in parallele Reihen gestellt, bald in Bündel gruppirt. An ihrem geschlossenen Ende sind sie meist etwas angeschwollen. Die Hornschicht stellt nur eine Fortsetzung der schleimigen Auskleidung des Drüsenmagens dar. Man kann in derselben die Produkte der Sekretion der Blindsäcke unter der Form von Säulchen und die Produkte der Sekretion der Schleimhautoberfläche daran, dass sie die Säulchen unter einander verbinden, deutlich unterscheiden. Die Unterschiede, welche die Struktur der Hornschicht bei den verschiedenen Vögeln zeigt, entstehen nur aus der Anordnung der Blindsäcke. In der intermediären Zone bildet die Schleimhaut zahlreichere Blindsäcke und weist bei den meisten Vögeln im Allgemeinen ein dickeres Schleimsekret auf als im Drüsenmagen, und die Produkte der Sekretion der Blindsäcke bilden in demselben gewundene Bänder.

Mit dem Verhalten zwischen Sekret und Drüsenzelle beschäftigt sich die Arbeit von WIEDERSHEIM (XXXIII, 1872). Er sieht das Lumen der Drüsen von einer glasartigen Materie gefüllt, welche nicht homogener Natur ist, sondern von parallelen Streifen durchzogen erscheint. Diese Streifen stellen die Sekretströmchen der Drüsenzellen dar. Das Verhältnis des einzelnen Sekretströmchens zu der Sekretzelle schildert er (p. 444) folgendermaßen: »Jeder Sekretfaden zeigt an seinem peripheren Ende eine kolbenartige Verdickung, welche sich bei starker Vergrößerung als ein kleines Hohlgebilde darstellt. Dieses legt sich

demjenigen Abschnitte der Zelle an, welcher dem Drüsenlumen zugekehrt ist, und erzeugt dadurch eine Kappe oder Schale, welche der Zelle aufsitzt.« »Die Zelle ruht auf diese Weise in der Sekretschale, wie irgend ein Gegenstand, z. B. in der gekrümmten Hohlhand.«

Über die Drüsen im Muskelmagen des Falken sagt OPPEL (XX, 1896, p. 213): »Die Zellen zeigen sich geschlossen und in keiner Verbindung mit dem Sekretströmchen, ich bin daher nicht im Stande, den interessanten Angaben der Autoren über die Verbindung einzelner Sekretströmchen mit einzelnen Zellen bei anderen Vögeln etwas beizufügen.«

Eigene Untersuchungen.

Drüsenmagen.

Gallidae.

Gallus domesticus. Ich beginne in diesem Abschnitte mit der Beschreibung des Drüsenmagens beim Huhn, da das jederzeit und reichlich zur Verfügung stehende Material von dieser Art eine mehr allseitige Untersuchung möglich machte, während die schwierigere Beschaffung der anderen Arten dies nicht in dem Maße erlaubte.

Im untersten Theile des Ösophagus — an einem Längsschnitt durch die Übergangsstelle von Ösophagus in Magen betrachtet — stehen die großen Drüsen dicht an einander, dann folgt eine Partie, in welcher im inneren Bindegewebe sich keine Drüsen finden, die aber, wie später beschrieben werden soll, bedeutende Leukocytenansammlungen enthält. Hier sind die Papillen, die sich in das Epithel heraufschieben, länger und zahlreicher als höher im Ösophagus, und die Dicke des Epithels ist geringer. Plötzlich hört nun das mehrschichtige Epithel auf und macht dem einschichtigen des Magens Platz. Diese Veränderung des Epithels ist von einer Faltung der Schleimhaut des Magens begleitet.

Schon mit einer Lupe kann man eine Faltung der Oberfläche des Magens deutlich unterscheiden und bemerken, dass diese Falten um Erhöhungen in der Schleimhaut, die in punktförmige Öffnungen endigen, koncentrisch gereiht sind. Eben diese Falten sind es, die uns an Längsschnitten begegnen.

Die erste Falte, die wir antreffen, ist mit einem einschichtigen Epithel ausgekleidet, in das jedoch einzelne Partien mehrschichtigen Ösophagusepithels eingebettet sind (Fig. 49 *öfe*). Zwischen dieser Falte auf der einen und dem zusammenhängenden Ösophagusepithel auf der anderen Seite befindet sich eine Grube, die sich nach unten in einen kleinen Blindsack fortsetzt; diese ist mit einschichtigem Cylinderepithel austapeziert, das nach der einen Richtung die Fort-

setzung des Faltenepithels, nach der anderen des basalen Ösophagusepithels darstellt.

Die Zellen, die die Spitzen der Falten bekleiden, haben eine Höhe von ca. 30 μ und sind von prismatischer Form. Ihr Basaltheil ist schmal, nur zwischen 1,5 und 3 μ breit, leicht granulirt, in ihm liegt der ovale Kern; der obere Theil der Zelle ist breiter, homogen und enthält das Sekret. Einzelne von diesen Zellen sind noch schmäler als die erwähnten, ihr Basaltheil färbt sich intensiver, und der lange und schmale Kern nimmt auch eine dunklere Färbung an, als die der anderen Zellen ist, die verschwommen auftritt, so dass man das Chromatingerüst nicht erkennen kann. Unter dem Kern treten in diesen Zellen oft kleine Vacuolenbildungen auf. Alles deutet darauf hin, dass man es mit komprimirten, absterbenden Zellen zu thun hat.

Folgen wir nun den Zellen von der Spitze der Falte nach unten zu, so bemerken wir eine Abnahme der Höhe nach der Tiefe, die jedoch mit Verbreiterung verbunden ist, wobei man den oberen Theil oft knieförmig zu dem basalen gebogen vorfindet. Der sekrethaltige Theil der Zellen nimmt hier an Größe zu, um nach unten mit der Höhe der Zellen wieder abzunehmen. In den Blindsäcken, die an der Basis der Falten liegen, sind die Zellen kubisch, 5 μ hoch, ihr Protoplasma färbt sich gleichmäßig, wie der Basaltheil der oben liegenden Zellen. Der Kern dieser kubischen Zellen ist rund, oft trifft man ihn in Theilung begriffen. Die Zellen der einander gegenüberliegenden Wände stoßen hier fast an einander, so dass man ein Lumen kaum wahrnehmen kann.

Die Grenze des Oberflächenepithels gegen das Lumen zu ist immer scharf, der sekrethaltige Theil wölbt sich leicht hervor. Über den Zellen liegt eine Sekretschicht, die sich oft von den Zellen ablöst und kleine Hervorragungen, die den Einsenkungen zwischen den konvexen Oberenden entsprechen, bildet. Diese Sekretschicht setzt sich nach unten fort und kann wie die Obertheile der Zellen durch Schleimfarben gefärbt werden. An Präparaten, bei denen DELAFIELD's Hämatoxylin zur Färbung angewandt wurde, sind die Obertheile der Zellen ganz bis zum Grunde der Spalten blau gefärbt wie die Sekretschicht selbst. Die Zone des Epithels, die diese Farbe trägt, nimmt von der Höhe gegen die Tiefe zu allmählich ab, so dass man in den Blindsäcken nur eine ganz schmale Partie der Zellen blau gefärbt vorfindet.

Werden nun Serienschnitte, die der Oberfläche der Schleimhaut parallel gelegt sind, untersucht, so findet man in den ersten die

Querschnitte der Faltengipfel, geht man weiter, so treten die Ausführungsgänge der Drüsen und die um diese koncentrisch angeordneten Falten zu Tage; solche, die den Ausführungsgang wie geschlossene Ringe umgeben, kommen nie vor. Das Bild könnte man mit dem vergleichen, das man durch einen Querschnitt einer Blattknospe erhält.

In der Mitte zwischen zwei Drüsen haben die Falten einen mehr geraden Verlauf. Nachdem wir in die Tiefe gerückt sind, können wir dieselbe Umwandlung des Epithels der Falten, die wir an Längsschnitten gesehen haben, erkennen. In größerer Tiefe angelangt zeigt sich uns das Bild, dass die langen Gruben zwischen den Falten sich in kürzere Blindsäckchen auflösen, die auch koncentrisch um den Ausführungsgang geordnet sind.

Figg. 46 und 47 stellen dasselbe Verhältnis bei Larus canus dar, der Unterschied zwischen dem Huhn und diesem besteht darin, dass die Falten bei dem Huhn zahlreicher sind und der Abstand zwischen denselben ein geringerer ist.

Die zusammengesetzten Drüsen gelangen beim Huhn zu einer außerordentlichen Entwicklung. Sie sind, wie frühere Untersucher hervorgehoben haben, multilobär. Mehrere Drüsenläppchen — oft fünf — haben einen gemeinsamen Ausführungsgang. Fig. 48 — ein Schnitt durch den Drüsenmagen von Lagopus subalpinus, unter schwacher Vergrößerung betrachtet — stimmt ganz auch mit den Verhältnissen beim Huhn überein. In jedem Drüsenläppchen präsentirt sich eine große Centralhöhle, die mit denen der anderen kommunicirt. Diese Centralhöhlen öffnen sich in einem gemeinsamen Ausführungsgange an der Oberfläche der Schleimhaut. Um die Centralhöhlen herum sind die Drüsentubuli radial gereiht. Wir werden zunächst diese Drüsentubuli betrachten.

Fig. 51 giebt einen Querschnitt durch einige von solchen wieder (der Schnitt ist also der Achse der Centralhöhle parallel gelegt). Die einzelnen Tubuli liegen, wie deutlich sichtbar, dicht an einander, nur durch dünne Bindegewebswände getrennt. Sie sind nicht ganz rund, sondern von einer unregelmäßigen, polygonalen Form. In dem ziemlich großen, von einem einschichtigen Drüsenepithel ausgekleideten Lumen befindet sich ein kleinkörniges Sekret. In Fig. 52 sind die Drüsenzellen unter stärkerer Vergrößerung gezeichnet. Auffallend ist zunächst die Gestalt der Zellen, welche gewöhnlich die einer Halbkugel oder eines Kegels ist. Ihre gegen das Lumen sich kehrenden Theile liegen einander nicht an, ragen aber frei in das Lumen hinein.

Die breiteren Basaltheile der Zellen stoßen zusammen, und die Grenzen der einzelnen Zellen sind hier oft nicht wahrzunehmen, da die Zellen membranlos sind.

Der erste Gedanke, der sich Einem aufdrängt, ist, ob diese Form wohl als ein durch die Konservirung entstandenes Kunstprodukt anzusehen ist oder nicht. OPPEL, der in seiner Fig. 173 (XX, p. 206) ein Stück aus einer Drüse des Drüsenmagens vom Kanarienvogel wiedergiebt, wo die Zellen eine ähnliche Gestalt zeigen, stellt sich auch gleich skeptisch und sagt: »Ob dies (nämlich dass die Zellen nicht mit ihren Wänden sich berühren) auch im Leben der Fall, oder durch die Konservirung entstanden ist, vermag ich nicht zu entscheiden.« Diese Frage habe ich, so weit es möglich war, zu beantworten versucht, indem ich die Fixirung und Nachbehandlung mit möglichst großer Sorgfalt vornahm. Die sofort nach dem Tode herausgenommenen Stücke des Drüsenmagens wurden auf Kork aufgespannt und in kleine Theile zerkleinert. Da nun die Fixirung in Sublimat-Essigsäure, absolutem Alkohol, Pikrinsäure, HERMANN's und FLEMMING's Flüssigkeiten, Chrom-Formol und Chrom-Osmiumsäure immer dieselben Erscheinungen hervorruft, besteht für mich kein Zweifel, dass diese mit der Form der lebenden Zellen übereinstimmen. Sicher ist jedoch, dass diese Zellen sich ziemlich schwer gut konserviren lassen; sie lösen sich leicht von der dünnen Bindegewebswand und gegenseitig von einander vollkommen ab. Wo man an Schnitten die Spalten zwischen den einzelnen Zellen ganz bis zu dieser Bindegewebswand eindringen sieht (wie es z. B. auch der Fall an einigen Stellen in der oben erwähnten Figur von OPPEL ist), da liegt nach meiner Meinung ein durch die Behandlung hervorgerufenes künstliches Gebilde vor.

Als beste Fixirungsflüssigkeiten für diese Drüsenzellen habe ich Sublimat-Essigsäure, FLEMMING's Flüssigkeit und Chrom-Formol gefunden.

Den Figuren 52*a* und *b* liegen Präparate, die nach Chrom-Formolfixirung mit Eisenalaunhämatoxylin und Bordeauxroth gefärbt wurden, zu Grunde.

Die Zellen zeigen, wie früher erwähnt, die Form eines Kegels oder einer Halbkugel, einige sind wieder mehr kubisch. In der Mitte der Zelle oder der Basis etwas genähert liegt der große runde Kern, in welchem man ein deutliches Kernkörperchen bemerken kann. Die Zellen enthalten Körnchen in verschiedener Menge. Einige sind mit solchen fast angefüllt, in anderen kommen sie nur als eine ober-

halb des Kerns liegende Zone vor. Der obere Theil und ihre Wandschicht sind in den meisten Zellen homogen, ohne Körnchen. Die Menge der letzteren und die Gestalt der Zelle scheinen mit einander in einem gewissen Zusammenhang zu stehen, ohne doch das Alleinbestimmende für die Bildung der Form zu sein.

Wo die Zellen mit Körnchen dicht angefüllt auftreten, ist die klare Wandschicht nur ganz dünn und die Form der Zelle beinahe kubisch; wo aber die Körnchenmenge eine geringere ist, erreicht gewöhnlich die Wandschicht besonders im oberen Theile eine größere Dicke, wobei die Zellen mehr eine Halbkugelform annehmen. Da endlich, wo die homogene Schicht am Oberende der Zellen noch mächtiger ist, treten diese in Kegelform auf. In solchen Zellen ist die Körnchenmenge nur eine geringe. Von dem homogenen Obertheil lösen sich ziemlich große rundliche Kugeln ab. Diese repräsentiren so das Sekret der Drüsenzelle.

Man findet also in diesen Zellen, wie in vielen anderen Drüsen, dass das Sekret erst als Körnchen gebildet wird, und dass diese sich wieder zu dem endlichen Sekret auflösen.

Wie früher erwähnt, fehlt eine Membran der Zelle, eine Theca oder Crusta konnte ich hier auch nicht unterscheiden.

Das Protoplasma, das die Körnchen umgiebt, ist, wenn diese, schwarz gefärbt, die Zelle füllen, nicht leicht wahrzunehmen. Überdifferenzirt man aber die mit Eisenalaunhämatoxylin gefärbten Schnitte und färbt mit Bordeauxroth nach, so zeigt das Protoplasma deutlich das Bild eines Wabenwerkes[1] um die jetzt ungefärbten Sekretvacuolen.

An Präparaten, bei welchen zur Fixirung FLEMMING's Flüssigkeit oder Sublimat-Essigsäure zur Anwendung gekommen ist, haben die Sekretkugeln wie auch die Wandschicht der Zellen eine mehr wabenartige Struktur, was aus Fig. 55 (Drüsenzellen von Sterna arctica) zu ersehen ist. Die Sekretkugeln, die im Lumen liegen, schließen hier oft einzelne Körnchen ein oder solche, die zu Fäden verschmolzen sind. Wahrscheinlich stimmen die Bilder, die man durch Chrom-Formolfixirung erhält, mehr mit den vitalen überein.

Durch Kongoroth und Eosin färbt sich das Protoplasma der Drüsenzellen intensiv.

Es frägt sich nun: Sind in diesen Zellen Sekretröhrchen nachzuweisen?

[1] Es handelt sich natürlich hier um ein grobes Wabenwerk, nicht um ein solches im Sinne BÜTSCHLI's.

So weit mir bekannt ist RINA MONTI (XIX, 1898) die Erste, die die GOLGI-Methode zu diesem Zwecke angewandt hat. Ihre Arbeit wurde mir erst bekannt, nachdem ich selbst diese Methode versucht hatte. Unser Erfolg ist ganz derselbe gewesen, unsere Deutung der Bilder geht aber vollständig aus einander.

Das Netz, dem man in solchen Präparaten begegnet, fasst RINA MONTI als ein pericelluläres Sekretröhrchennetz auf, von welchem jede Masche eine Zelle umschließe. Dies Netz stehe mit dem Lumen des Drüsentubulus in Verbindung, ohne dass jedoch jede einzelne Masche in dieses direkt einmünde. Die Figuren 12 und 13 von RINA MONTI stimmen mit meiner Fig. 53 ziemlich überein. Was diese Verfasserin aber als »un canale centrale commune« (Fig. 13 *a*) deutet, ist gar kein Centrallumen, sondern nur ein geschwärztes Kapillargefäß oder die dünne Bindegewebswand zwischen zwei Drüsentubuli. Ganz ähnliche Verhältnisse treten auch in meiner Figur (*n*) zu Tage[1].

Das Sekret selbst tritt nie geschwärzt auf. Wieder und immer wieder habe ich die Schwärzung desselben versucht, und die Resultate dadurch kontrollirt, dass ich zugleich mit den Drüsenmagenstücken Magentheile eines Säugethieres eingelegt habe. Das Resultat war aber immer dasselbe: Während das Sekret in letzteren mit den Sekretröhrchen sich imprägniren ließ, zeigte sich dasjenige des Drüsenmagens nie tingirt, nur das Netz trat immer geschwärzt hervor, eben so wie die Nerven des Magens.

Wenn schon dies Verhältnis einen Verdacht an der Natur dieser »Sekretröhrchen« erwecken muss, bringt die genauere Untersuchung volle Gewissheit. Erstens ist hervorzuheben, dass nie runde Querschnitte von diesen »Röhrchen« vorkommen. Unterwirft man nun weiter mit stärkerer Vergrößerung eine solche Masche einer genauen Betrachtung, so zeigt es sich, wenn man den Tubus ein bischen hebt und senkt, dass hier nicht von einem in derselben Ebene liegenden Netze die Rede sein kann, sondern von Palissadenbildungen, die die Zellen umgeben. Das Bild ist also durch Silberniederschlag zwischen den Zellen hervorgerufen und von derselben Natur, wie man es auch an anderen Epithelien finden kann. Ein engeres Netzwerk kann an

---

[1] Wenn CATTANEO (III, p. 58) die Drüsenschläuche bei der Taube so schildert: »Ciascun tubo è formato da due serie di cellule glandulari, a forma di goccia, che stanno disposte ai due lati di un sottile condotto cilindrico«, und er (Taf. IX, Fig. 10) die dünne Bindegewebswand zwischen den Tubuli als »condotti« bezeichnet, so erhellt aus dieser Thatsache, dass er in ähnlicher Weise die Gebilde total missverstanden hat.

denselben Präparaten z. B. auch zwischen den Zellen der Centralhöhle auftreten.

Wirkliche Sekretröhrchen aufzufinden, ist mir nie, weder mit der Golgi-Methode noch mit Hilfe anderer Färbungen, gelungen.

Wie die oben geschilderten Golgi-Bilder zu Stande kommen, wird man durch die Vergleichung von Fig. 53 mit Fig. 56, die sich zu einander wie ein negatives und positives photographisches Bild verhalten, mit Leichtigkeit verstehen.

Was die Regeneration der Drüsenzellen betrifft, so kommen nicht selten auch bei den erwachsenen Thieren Zellen in Theilung begriffen vor. Die Mitosen treten überall in der Drüse auf, die Achsen der Spindeln liegen nach den verschiedensten Richtungen (vgl. Fig. 55). Die centrale Partie der Zelle weist während der Theilung keine Körnchen auf, solchen begegnet man aber häufig in dem peripheren Theile. Steht die Achse der Spindel senkrecht zur Basalebene der Zelle, so ergiebt sich als Resultat der Theilung eine Zelle mit zwei über einander liegenden Kernen. Der oberste Kern wandert nach unten zu, so dass die zwei Kerne neben einander zu liegen kommen, und dann erst beginnt die Einschnürung des Protoplasmas.

Die Centralhöhle der Drüsen ist mit einem einschichtigen Cylinderepithel (Fig. 54) ausgekleidet. Die Zellen, die von wechselnder Höhe sind, haben ein feingranulirtes Protoplasma, in welchem nicht, wie in den eigentlichen Drüsenzellen, Sekretkörnchen zu erblicken sind. Der obere Theil dieser Zellen färbt sich, wie für das Magenepithel beschrieben, mit Schleimfarben, jedoch ohne dass dieser Theil von dem basalen sich so scharf abgrenzt, wie es bei diesem der Fall ist. Dasselbe Epithel wie in der Centralhöhle senkt sich auch ein ganz kleines Stück in die Ausmündungspartie der Drüsentubuli hinein und bekleidet die Wand des an Querschnitten sich gefaltet zeigenden Ausführungsganges. Nach der Mündung des letzteren zu geht es in Oberflächenepithel der Magenschleimhaut über.

Die Verhältnisse, die ich bei Lagopus subalpinus vorfand, sind mit den beim Huhn geschilderten so identisch, dass ich eine specielle Beschreibung für unnöthig erachte.

Anatidae.

Anas boschas (Fig. 36). Die zusammengesetzten Drüsen sind hier unilobär, ihre Tubuli um die ziemlich weite Centralhöhle herum radial angeordnet; die Zellen der letzteren hoch cylindrisch oder prismatisch, mit basalliegenden, komprimirten Kernen und einem

hellen Protoplasma versehen. In die Centralhöhle öffnen sich kurze Sammelröhren, deren Epithel eben so beschaffen wie das der Centralhöhle, aber nicht so hoch wie dieses und mehr cylindrisch ist. Diese Zellen hören nach der Peripherie zu plötzlich auf und machen den eigentlichen Drüsenzellen Platz.

Gegen die Oberfläche setzt sich die Centralhöhle in einem Ausführungsgange, der denselben Diameter, wie sie selbst hat, fort, und endet an einer Erhöhung der Schleimhaut, nach welcher hin sich deren Falten biegen. Die Zellen des Ausführungsganges sind denen der Centralhöhle ganz gleich, nehmen aber an Höhe etwas ab, um in das Oberflächenepithel des Magens überzugehen. Mit diesem stimmen sie sowohl in ihrer Form als auch in ihrem Verhalten Farbstoffen gegenüber überein, sie lassen sich beide durch Protoplasmafarbstoffe nur schwach tingiren, durch Schleimfarben gar nicht. Färbt man z. B. einen durch die Übergangsstelle vom Ösophagus in den Magen gelegten Längsschnitt mit DELAFIELD's Hämatoxylin, so nehmen die Zellen der Ösophagusdrüsen eine stark blaue Färbung an, das Oberflächenepithel des Magens, das die obere Hälfte der Falten bekleidet, sowie die Centralhöhlen- und die Ausführungsgangszellen der zusammengesetzten Drüsen bleiben ungefärbt; nur die Obertheile der Zellen, die die untere Hälfte der Falten auskleiden, werden von dem Farbstoffe beeinflusst. Dies Verhältnis ist also von dem, welches wir beim Huhn fanden, verschieden.

Wie aus der Vergleichung der Figg. 49 und 58 hervorgeht, unterscheidet sich das Oberflächenepithel des Magens beim Huhn von dem bei den Enten auch in dem Punkte, dass der sekrethaltige Theil bei den letzteren im Verhältnis zu den basalen größer und breiter ist als beim Huhn. Dieser Theil ist auch hier geradlinig abgeschnitten, nicht konvex.

Die Oberfläche dieser Zellen ist auch hier oft von einer dünnen Sekretschicht, die sich nach dem Grunde der Blindsäcke fortsetzt, bedeckt. Das Epithel der letzteren ist, wie beim Huhn, ein kurz cylindrisches oder kubisches, das Protoplasma feingranulirt, das Lumen ganz fein.

Bei Anas Penelope und A. crecca (von welchen Arten ich erwachsene Thiere untersuchte) zeigen sich genau dieselben Erscheinungen, wie die bei Anas boschas beschriebenen. Nur haben die Sammelröhren der Drüsen eine größere Länge als bei A. boschas.

Bei Mergus serrator und Somateria mollissima waren die Blindsäcke im Anfangstheil des Drüsenmagens erheblich ausgedehnter

als die nachfolgenden, ihr Lumen zeigte sich weiter. Die hier kurz angedeuteten Bildungen werde ich im zweiten Abschnitte ausführlicher behandeln.

Laridae.

Larus canus. Bei der Beobachtung eines Längsschnittes durch den unteren Theil des Ösophagus und den Anfangstheil des Magens lässt sich keine bestimmt gezogene Grenze zwischen beiden Partien, wie es bei den Enten der Fall ist, unterscheiden; der Übergang ist vielmehr ein allmählicher. Wir sehen die Ösophagusdrüsen näher an einander rücken, schmäler und länger werden, die in die Epithelschicht eindringenden Papillen an Höhe zunehmen, so dass die Dicke dieser Schicht abnimmt (Fig. 6). Der früher (unter Ösophagus) beschriebene Unterschied zwischen dem Oberflächen- und Drüsenepithel tritt mehr und mehr zurück, indem die Zellen der oberen Schicht des ersteren kubisch, später cylindrisch werden und sich durch Schleimfarben in ihren oberen Theilen färben lassen. Die Zellen des Drüsenkörpers ihrerseits verlieren ihr klares Aussehen; werden feingranulirt und zeigen Farbstoffen gegenüber dasselbe Verhalten, wie das Oberflächenepithel. Dies wird endlich einschichtig, und hier beginnt dann die eigentliche Magenschleimhaut.

Dieser allmähliche Übergang des mehrschichtigen Ösophagusepithels in das einschichtige Magenepithel ist von gewissem Interesse, in Folge der Analogie mit den Verhältnissen bei vielen niederen Wirbelthieren.

Zwei Querschnitte durch die Schleimhautfalten und die zwischen diesen ausmündenden Blindsäcke sind in Figg. 46 und 47 wiedergegeben.

Das Oberflächenepithel stimmt in allen wesentlichen Punkten mit dem des Huhns überein, und die oberen Theile der Zellen lassen sich wie die über ihnen liegende Sekretschicht durch Schleimfarben tingiren.

Die großen Drüsen sind unilobär, die Drüsentubuli liegen radial, doch mit einer leichten Biegung nach oben zu, um die runde Centralhöhle gereiht. Die Epithelzellen der letzteren sind im unteren Theile kubisch, von derselben Höhe wie die Drüsenzellen, große, runde Kerne enthaltend. Ihr Protoplasma ist feingranulirt, weist keine Sekretkörnchen auf, ein schmaler Saum des oberen Theiles färbt sich durch Schleimfarben; sie sind in Folge dessen den Zellen der Blindsäcke sehr ähnlich. Die kurzen Sammelröhren haben dasselbe Epithel.

Nach oben zu geht die Centralhöhle in den Ausführungsgang über, dessen Zellen höher sind als die im unteren Theile der Central-

höhle befindlichen und nach oben, indem ihre schleimhaltigen Obertheile an Größe zunehmen, in das Magenepithel übergehen.

Alcidae.

Uria grylle. Die nach oben leicht gebogenen einzelnen Tubuli der zusammengesetzten Drüsen münden in Sammelröhren ein, deren Epithel kubisch ist und von einer geringeren Höhe als die der Drüsenzellen; die Kerne dieser Sammelrohrzellen haben runde Form, ihr Protoplasma besitzt ein helleres Aussehen als das bei Larus beschriebene. Mit dem Zunehmen des Diameters der Sammelröhren erreichen auch die Zellen eine bedeutendere Höhe. Von einer eigentlichen Centralhöhle wie bei Larus kann hier nicht die Rede sein, da die Drüsentubuli, immer mehrere zusammen, in breiteren Sammelröhren sich vereinigen, welch' letztere in einem gemeinsamen Ausführungsgange, dessen Zellen cylindrische oder prismatische Form und dieselbe Höhe, wie die der Oberfläche des Magens besitzen, ausmünden.

Die Schleimhaut bildet um die Ausmündungsstellen der Drüsen Falten wie bei Larus, die Spalten zwischen diesen lösen sich wie gewöhnlich in zahlreiche Blindsäcke auf, die auch hier ein kubisches Epithel mit runden Kernen und feingranulirtem Protoplasma besitzen. Bei dem jungen Thiere, das ich untersuchte, fanden sich in der Tiefe einer Anzahl von Blindsäcken Drüsenzellen vor, die sowohl was Form, als auch was Tinktionsverhältnisse betrifft, ganz dasselbe Bild zeigten, wie die Zellen der großen Drüsen. Solche Blindsäcke waren im Anfangstheile des Magens besonders zahlreich, doch auch sonst zu sehen. Denselben Bau haben auch einige den Ausführungsgängen der großen Drüsen am nächsten liegende Blindsäcke und gleichen den nebenliegenden, in den gemeinsamen Ausführungsgang der zusammengesetzten Drüse mündenden Drüsentubuli sowohl in Größe als auch in Bildung.

Unter den Blindsäcken sind diejenigen, die sich um die zwischen den großen Längsfalten des Drüsenmagens ausmündenden Drüsen gruppiren, von bedeutender Länge.

Der Übergang der Ösophagusschleimhaut in die des Magens geht hier auf kürzerer Strecke vor sich als bei Larus. Doch zeigt sich auch der Vorgang, dass die Zellen in den Schleimdrüsen des Ösophagus sich so verändern, dass ihr Protoplasma aus einem basalen dunkleren und einem oberen, helleren, von dem ersteren sich deutlich abhebenden Theil besteht.

Podicipidae.

Podiceps auritus. Die Schleimhaut des Magens ist wegen der großen Drüsen von bedeutender Mächtigkeit. Dieses Zunehmen ihrer Dicke vom Ösophagus an kann in verschiedener Weise vor sich gehen. Bei einem Exemplare waren die ersten zusammengesetzten Drüsen ganz klein und bestanden nur aus wenigen Drüsentubuli. Die Größe nahm dann nach unten gegen die Mitte des Drüsenmagens hin allmählich zu. Bei einem anderen Exemplare aber war schon die erste Drüse sehr groß, und die Schleimhaut des Ösophagus stieg hier, ganz wie bei Lagopus subalpinus durch Textfig. 10 dargestellt, schräg nach oben, den Seitenflächen der ersten Drüsen entlang.

Die Drüsentubuli sind radial um die ziemlich weite Centralhöhle angeordnet. Das Epithel der letzteren ist ein hohes, prismatisches, an dem ein klarer Obertheil und ein schmaler, protoplasmatischer Basaltheil deutlich zu unterscheiden ist. Nach oben geht dies Epithel in das der Oberfläche über, welches jedoch nicht so hoch wie das erstere ist und dessen Oberenden nicht von derselben Durchsichtigkeit und Klarheit sind.

Die Blindsäcke haben ein weites Lumen.

Eine genauere Beschreibung der Verhältnisse bei dieser Art und bei Colymbus durfte ich nicht geben, da dieser Theil meines Materiales während des Transportes leider etwas gelitten hatte.

Passeridae.

Passer domesticus. Die Falten der Schleimhaut sind kurz und breit, die zwischen ihnen einmündenden Blindsäcke ungefähr eben so lang, wie die Falten hoch sind. Ihr Lumen ist deutlich wahrnehmbar (Fig. 42), von kubischen Zellen ausgekleidet, und enthält ein homogenes lichtbrechendes Sekret, das sich in die dünnere Sekretschicht, die die Oberfläche der Schleimhaut bedeckt, fortsetzt.

Die einzelnen Tubuli der kurzen und breiten zusammengesetzten Drüsen sind nach der Oberfläche hin gerichtet und öffnen sich in Sammelröhren, die von einem cylindrischen Epithel mit hellem Protoplasma und basalen Kernen bekleidet sind (Fig. 41). Diese Röhren endigen wiederum in weiteren derartigen Sammelkanälen. Unter diesen ist der centrale der größte und besitzt ein gefaltetes Lumen, um ihn liegen kleinere Röhren. Ein eigentlicher Centralhohlraum kommt so nicht zu Stande. Die peripheren vereinigen sich mit der

centralen Höhle und gehen in den gemeinsamen Ausführungsgang über. Diese Erscheinungen werden leicht klar werden, wenn man den Längsschnitt (Fig. 38) mit den zwei Querschnitten (Figg. 39 und 40) vergleicht.

Während die Zellen der Sammelröhren breit cylindrisch sind, mit basalen Kernen und einem hellen Protoplasma (Fig. 41), sind die in dem Ausführungsgange (Fig. 43) von wechselnder Höhe, so dass der Gang ein gefaltetes Lumen erhält. In den Zellen unterscheidet man deutlich einen basalen protoplasmatischen, in welchem der ovale Kern liegt, und einen oberen sekrethaltigen Theil. Der Übergang zwischen den Zellenformen der Sammelröhren, denen des Ausführungsganges und denen der Oberfläche geht ganz allmählich vor sich, der Übergang der Zellen der Sammelröhren in die eigentlichen Drüsenzellen findet ganz plötzlich statt (Fig. 41).

Bei Hirundo rustica, Turdus iliacus und pilaris erweist sich der Bau des Drüsenmagens in den wesentlichen Punkten mit dem bei Passer geschilderten übereinstimmend.

Sturnus vulgaris. Hier treten die Falten der Schleimhaut höher auf als die bei Passer und stehen dichter. Die Blindsäcke sind auch hier ungefähr von derselben Länge wie die Höhe der Falten. Ihr Lumen ist deutlich, in der Tiefe am weitesten, das Sekret ist gut wahrzunehmen. Von einigen Krypten aus lässt sich das Sekret bis zur Oberfläche als ein spiralförmig gewundener, in das Sekret dieser letzteren eingedrungener Faden verfolgen.

Die zusammengesetzten Drüsen sind denen bei Totanus calidris, auf den ich später zurückkommen werde, sehr ähnlich. Der Bau ist am leichtesten durch das Vergleichen eines Längsschnittes, ähnlich dem in Fig. 37 von Totanus wiedergegeben, mit Reihen von Querschnitten klar zu erkennen. An den tiefsten von diesen kann man nur die mit gekörnten Zellen versehenen Drüsentubuli, quer in der Mitte und schräg in der Peripherie durchgeschnitten, unterscheiden. Kommt man aber weiter nach oben, so wird die Peripherie der Drüse von den eigentlichen Drüsentubuli eingenommen, während man in der Mitte einige quer durchschnittene Sammelröhren antrifft, deren Epithel durchaus mit dem entsprechenden bei Passer übereinstimmt. An einigen dieser Sammelröhren tritt das Epithel auf der einen Seite als ein cylindrisches »Sammelrohrepithel«, auf der anderen dagegen als gekörntes Drüsenepithel auf. Diesem Bilde entsprechend kann man auch an Längsschnitten bemerken, dass der Übergang der zwei Epithelien in einander in einem Tubulus nicht immer in der-

selben Ebene sich abspielt, sondern oft ein bischen früher auf der einen Seite als auf der anderen.

Nähert man sich der Oberfläche, so nimmt die von den Sammelröhren eingenommene Partie an Ausbreitung zu und die peripherische, von den Drüsentubuli eingenommene, entsprechend ab. Die centralen Sammelröhren weisen jetzt einen größeren Durchmesser auf und werden von solchen, die kleineren Kalibers sind, umgeben. Noch weiter nach oben zu befinden sich in der Mitte der Drüse einige große Sammelröhren, deren Wände stark gefaltet und in ein gefäßreiches Bindegewebe eingelagert sind. An ihre Außenseite schließen sich einige kleinere Röhren an, und endlich wird die äußerste Peripherie von einer schmalen Zone von Drüsentubuli eingenommen. Dieser letzte Theil verschwindet in den folgenden Schnitten vollständig. Die centralen Sammelröhren, meistens drei an Zahl, nehmen die peripheren auf und gehen in drei neben einander liegende Ausführungsgänge über. Erst in der Ebene, in welcher die Blindsäcke zwischen die Falten ausmünden, oder noch höher, vereinigen sich diese drei Gänge zu einem einzigen Gang, der an der Oberfläche mündet und dasselbe Epithel wie das bei Passer geschilderte besitzt.

Schnitte durch die Drüsentubuli sind in Figg. 56 und 57 wiedergegeben.

Limicolae.

Tringa maritima. Die zusammengesetzten Drüsen (Fig. 44) sind an der Basis breit, die Seitenwände liegen hier einander dicht an, nach oben verschmälern sich die Drüsen ein wenig. Die Endstücke der einzelnen Drüsentubuli nehmen einen nach der Oberfläche hin leicht gebogenen Verlauf. Sie sammeln sich in Kanälen, die mit einem aus granulirten Drüsenzellen und zwischen diesen zerstreut liegenden hellen Zellen von derselben Höhe wie die ersteren bestehenden Epithel ausgekleidet sind. In dem distalen Theil dieser Sammelröhren sind die Drüsenzellen in Majorität; nur einzelne helle Zellen kommen zwischen ihnen vor, nach oben nehmen aber diese an Zahl zu und die Drüsenzellen schwinden. Diese Sammelröhren münden in größere Gänge, die die Mitte der Drüse einnehmen und von welchen bald der centrale die übrigen an Kaliber übertrifft und in den Ausführungsgang übergeht. Ihre Zellen sind cylindrisch, die des Ausführungsganges (Fig. 45) haben prismatische Form, wobei der Übergang der einen Zellform in die andere ein allmählicher ist. In den Zellen des Ausführungsganges begegnet man

einer ganz schmalen, protoplasmatischen Hälfte mit einem ovalen Kerne versehen und einer breiten oberen von hellem Aussehen. Die Höhe der Ausführungsgangszellen ist größer, ihr Aussehen klarer als das der Magenzellen.

Zwischen diesen Drüsen stieß ich auf einzelne Doppeldrüsen, welche nicht bis an die Muscularis mit breiter Basis heranreichten, sondern die Gestalt eines Doppelkegels, sich nach oben und unten zuspitzend, besaßen. Die zwei Drüsenkörper wurden im unteren Drittel durch Bindegewebe deutlich von einander getrennt. In der oberen Hälfte war aber dies Bindegewebe eben so fein wie in gewöhnlichen Drüsen, so dass durch dies allein nicht entschieden werden konnte, ob die hier liegenden Drüsentubuli der einen oder der anderen Drüsenhälfte angehörten, was vielmehr nur durch die Richtung der Tubuli zu bestimmen war, indem diese von der dünnen Scheidewand aus einen divergirenden Verlauf nach der Oberfläche zu hatten. Die Sammelröhren, in die die Drüsentubuli mündeten, lagen nicht in der Mitte jeder Drüsenhälfte, sondern nach der Mittelachse des gemeinsamen Drüsenkörpers zu verschoben, so dass in dieser Partie die Enden der Tubuli eine fast gerade Richtung erhielten. Die Sammelröhren liefen in zwei neben einander verlaufende Ausführungsgänge ein.

Um die Mündungsstellen der Drüsen sind die Falten der Schleimhaut koncentrisch angeordnet und zwischen diesen treten die mit einem kubischen Epithel ausgekleideten und ein feines Lumen besitzenden Blindsäcke aus.

Die den Ausführungsgängen der zusammengesetzten Drüsen am nächsten liegenden Blindsäcke sind jedoch an ihrem Grunde oft nicht von diesem kubischen Epithel bedeckt, sondern von Zellen, deren Form und Verhalten Farbstoffen gegenüber ähnlich denen der eigentlichen Drüsenzellen sind (vgl. Fig. 44 *b*). Dass diese einfachen Drüsentubuli in keiner Verbindung mit den Ausführungsgängen der zusammengesetzten Drüsen stehen, geht sowohl aus Längs- als auch aus Querschnitten durch die Schleimhaut klar hervor. Die Blindsäcke, die solche Zellen enthalten, sind gewöhnlich länger und breiter als die übrigen. Nach der Ausmündungsstelle zu werden diese granulirten oder richtiger gekörnten Zellen von den gewöhnlichen kubischen Blindsackzellen abgelöst. Der Übergang zwischen diesen zwei Zellarten ist nicht immer ein stark ausgesprochener, indem die Drüsenzellen nach oben oft kleiner werden, ihre Granula mehr und mehr verlieren, und die Zwischenräume ihrer oberen Theile an Größe nach und nach abnehmen.

Bei Tringa minuta treten die großen Drüsen länger und schmäler auf, als dies bei Tr. maritima der Fall ist. Die Drüsentubuli, die dieselbe Richtung einhalten wie bei der letzteren Art, münden in eine Centralhöhle, die einen Durchmesser von nur 40 μ hat und in den Ausführungsgang übergeht. Ihre Zellen sind cylindrisch mit ovalen basalliegenden Kernen und einem hellen Protoplasma ausgestattet. Diese gehen dann durch die Zellen des Ausführungsganges in diejenigen der Oberfläche über.

Die zwischen den Falten mündenden Blindsäcke sind lang, mit einem ganz engen Lumen. Oft theilen sie sich dichotomisch; granulirte Drüsenzellen, wie bei der letzteren Art, habe ich hier nicht finden können.

Charadrius apricarius. Lange und dünne Drüsen; die Tubuli, radial zur Achse angeordnet, münden in eine Centralhöhle, deren Diameter ca. $^1/_3$ desjenigen der Drüse beträgt. Von Sammelröhren kann man hier kaum sprechen, sie sind jedenfalls nur von ganz unbedeutender Länge.

Die Zellen der Centralhöhle sind cylindrisch mit basalen runden Kernen und hellem Protoplasma. Die Drüse mündet mittels eines Ausführungsganges, der denselben Durchmesser wie die Centralhöhle hat, an der Oberfläche.

Die Blindsäcke haben ein deutliches Lumen, mit Sekret ausgefüllt und mit kleinen kubischen Zellen bedeckt.

Haematopus ostrilegus. Die zusammengesetzten Drüsen sind sehr lang, dazu ziemlich schmal, wurstförmig, stehen dicht an einander.

Die einzelnen zur Achse der Drüse radial gestellten Tubuli münden entweder durch ganz kurze Sammelröhren gleich in die Centralhöhle ein, deren Diameter ungefähr den vierten Theil desjenigen der Drüse beträgt, oder mehrere vereinigen sich in Tubuli von größerem Kaliber, mit gewöhnlichem Drüsenepithel bekleidet, welche nach der Oberfläche zu gebogen, parallel zur Achse der Centralhöhle verlaufend, früher oder später durch ein kurzes Sammelrohr eintreten. Das Epithel dieser Haupttubuli ist, wie erwähnt, granulirt wie das der Endstücke der Drüsentubuli; doch zeigen sich oft die Zellen ganz plattenförmig mit langen schmalen Kernen; auf Färbungen reagirt ihr Protoplasma vollkommen wie das der Drüsenzellen.

Das Epithel der Centralhöhle und der kurzen Sammelröhren ist cylindro-prismatisch, die Kerne liegen basal, das Protoplasma hat helles Aussehen. Dasselbe ist bei dem Epithel des kurzen, sich der

Centralhöhle anschließenden Ausführungsganges der Fall. Dieser zeigt an Querschnitten dasselbe Bild, wie für Tringa maritima durch Fig. 45 wiedergegeben.

Die Falten der Schleimhaut sind wenig ausgebildet, stehen weit von einander. Ihre Basis hat an Querschnitten einen stark gefalteten Umriss und sie lösen sich nach oben zu in mehrere freie, zottenartige Vorsprünge auf.

Da die zusammengesetzten Drüsen sich nach der Oberfläche wenig verschmälern, sind auch in Folge dessen die Blindsäcke dem entsprechend ganz kurz gerathen.

In Folge der bedeutenden Größe der ersten zusammengesetzten Drüse, der man vom Ösophagus ausgehend, zuerst begegnet — ganz wie dies für Lagopus durch Textfig. 10 dargestellt ist — bildet die Schleimhaut hier an Längsschnitten eine stark schräg aufsteigende Linie. Diese Partie wird aber hier nicht, wie bei Lagopus, von der Ösophagusschleimhaut, sondern von der Magenschleimhaut eingenommen. Letztere trägt in diesem Falle lange kegelförmige Zotten, an deren Basis die Blindsäcke ausmünden. Diese sind hier bedeutend länger als zwischen den großen Drüsen. Ihre Achse bildet mit der Ebene der Oberfläche einen Winkel, indem ihr unterer Theil nach dem Ösophagus hin gerichtet ist. Sie sind mit einem kubischen Epithel versehen, ihr Lumen ist deutlich erkennbar und tritt besonders weit in den ersten, die wir hier antreffen, auf. Die Zellen sind, wie die der Oberfläche, mit einer Sekretschicht überzogen.

Am Grunde vieler dieser Blindsäcke finden sich zwischen den kleinen kubischen Zellen zerstreut liegende gekörnte Zellen gleich denen der zusammengesetzten Drüsen. Durch ihre starke Affinität zu Farben, z. B. Kongoroth, heben sie sich scharf von den übrigen Zellen ab. Ihre Anzahl ist gewöhnlich nur eine geringe, sie können jedoch bis ungefähr ein Drittel des Blindsackes ausfüllen. Das Sekret dieser Blindsäcke hat dann dasselbe gekörnte Aussehen, wie man es in den zusammengesetzten Drüsen findet.

Zwischen den zusammengesetzten Drüsen sind mir derartige Blindsäcke, wie bei Tringa maritima, nicht begegnet.

Totanus calidris. Wie aus Fig. 37 hervorgeht, bestehen die großen Drüsen aus einem peripheren von Tubuli mit granulirten Zellen und einem centralen von Sammelröhren mit hellen Zellen eingenommenen Theile.

Wie bei Sturnus genauer beschrieben, münden die nach der Oberfläche zu gerichteten, verästelten Drüsentubuli in Sammelröhren,

von welchen die centralen den größten Durchmesser haben, aus. Diese vereinigen sich nach oben zu in derselben Ebene, in der die untersten Enden der Blindsäcke liegen, zu einer ampullenförmigen Erweiterung, aus welcher der Ausführungsgang nach der Oberfläche aufsteigt.

Die Zellen der Sammelröhren sind erst kubisch; mit dem Zunehmen des Durchmessers der Röhren werden sie cylindrisch, ihr Protoplasma ist hell, die Kerne basalliegend, plattgedrückt. In den obersten Theilen der großen Sammelröhren nehmen die Kerne eine mehr ovale oder runde Gestalt an, während die Zellen hier höher, schmäler, von prismatischer Form sind. Der basale Theil des Protoplasmas unterscheidet sich deutlich von dem oberen klaren.

Die Zellen des runden Ausführungsganges besitzen auch Prismaform, sind von wechselnder Höhe, wodurch das Lumen gefaltet wird. Sie gehen nach oben zu allmählich in die Oberflächenzellen über. Ihre Oberenden färben sich auch, wie die der letzteren, durch Schleimfarben. Nach unten hin wird diese Färbung immer schwächer und hört, wenn man eine kleine Strecke in die größeren Sammelröhren hineingedrungen ist, ganz auf.

Die Falten der Schleimhaut sind mehr entwickelt als bei Haematopus. Die um die Ausführungsgänge der großen Drüsen koncentrisch angeordneten Blindsäcke haben wie gewöhnlich ein kubisches Epithel, ihr Lumen ist mit Sekret ausgefüllt.

Coraciidae.

Der Bau der Drüsen bei Corvus cornix und Pica caudata ähnelt ganz dem bei Totanus geschilderten.

Die Blindsäcke zwischen den Falten erreichen eine bedeutende Entwicklung und sind im Besitze eines ziemlich weiten Lumens, das ein lichtbrechendes Sekret enthält. In ihrer Tiefe sind sie etwas angeschwollen und nicht selten in zwei Theile gespalten. Die Zellen sind klein, cylindrisch, mit einem runden basalen Kerne versehen. Ihr Oberende zeigt gegen das Lumen eine scharfe lichtbrechende Grenze. Diese Grenzlinie verläuft oft wegen der schwach konvexen Oberfläche der einzelnen Zellen leicht wellenförmig. Das Sekret ist gewöhnlich homogen. In einem weiten, nach unten stark geblähten Blindsacke von Pica konnte ich jedoch an einem dünnen Längsschnitte den Sekretstrom von den einzelnen Zellen ausgehend an mehreren Stellen in der gemeinsamen Sekretmasse verfolgen. Diese hatte dadurch eine fächerförmige Struktur, da der von jeder Zelle producirte

Theil derselben mit einer breiten Basis sich dem Oberende der Zelle anschließend nach der Mündung hin an Breite immer abnimmt, um sich endlich mit den anderen, von den übrigen Zellen ausgehenden Sekretströmchen zu dem aus der Mündung hervorragenden faserigen Pfropfen zu vereinigen.

Muskelmagen.

Die Schleimhaut des Muskelmagens ist derjenige Theil des Vorderdarmes, der am meisten untersucht worden ist. Ihr Bau stimmt, wie Cazin auch hervorhebt, bei allen bis jetzt untersuchten Vögeln sehr überein. Die Unterschiede, die hier in Betracht kommen, sind nur quantitativer Natur. Es wird desshalb, um über diesen Bau einen Überblick zu bekommen, im Folgenden genügen, nur zwei Arten zu betrachten.

Somateria mollissima. Die Oberfläche der Schleimhaut (Fig. 63) trägt in Reihen angeordnete, an Sagittalschnitten kegelförmig vorspringende Papillen, zwischen welche die Schleimhaut sich in Krypten hinabsenkt, in die verzweigte, tubulöse Drüsen münden. Über der Oberfläche der Schleimhaut liegt die hier bedeutende Sekretschicht. Parallel zur Oberfläche gelegte Schnitte orientiren am leichtesten über die weiteren Details.

Jeder Drüse entspricht ein Bündel von vier bis sieben Endstücken, die gruppenweise, von den Nachbarbündeln durch Bindegewebe getrennt, angeordnet sind (Fig. 64). Die Zellen der einzelnen Tubuli sind kubisch, haben einen großen, runden Kern und durch die gewöhnlichen Protoplasmafarbstoffe stark tingibles (feingranulirtes), aber keine wie die Zellen der zusammengesetzten Drüsen des Drüsenmagens durch Eisenhämatoxylin färbbare Sekretkörnchen enthaltendes Protoplasma.

Die Tubuli besitzen ein feines, mit hellem Sekret gefülltes Lumen.

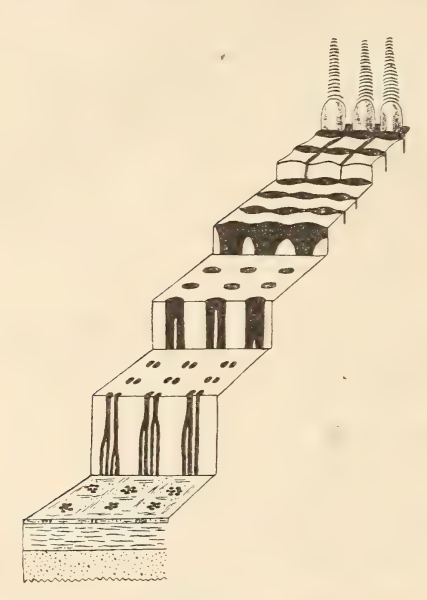
Nach oben hin sammeln sich diese Endstücke in größere Tubuli (Fig. 65), so dass die Zahl der in Gruppen geordneten Tubuliquerschnitte von unten nach oben immer mehr abnimmt, während ihr Lumen immer größer wird. Die Zellen werden etwas höher, ihre Oberenden heller und ihre Grenzlinien gegen das Lumen zu stark lichtbrechend. Weiter nach oben vereinigen sich wieder diese größeren Tubuli und öffnen sich gemeinsam in die Magenkrypten, die wie die Drüsen in Längsreihen vorkommen. Die Zellen sind hier niedrig cylindrisch, haben einen runden Kern und ihr Protoplasma besteht aus einem ganz hellen Obertheil und einem dunklen Basaltheile. Der

erstere zeigt ungefähr dieselben Verhältnisse in Lichtbrechung und Tinktion wie das im Lumen liegende Sekret, so dass die Grenze zwischen beiden Theilen nicht gleich zu unterscheiden ist. Die Größe des klaren Theiles ist in den einzelnen Krypten etwas verschieden. Das Oberende der Zellen ist gerade oder leicht konvex und ragt ins Lumen schwach hinein (Fig. 66).

Wie sich nun die freien Papillen der Schleimhaut bilden, geht nur aus der Oberfläche parallel gelegten Schnitten klar hervor.

Genauere Angaben hierüber habe ich bei den früheren Untersuchern nicht gefunden.

Die in Längsreihen liegenden Magenkrypten verschmelzen mit ihren Nachbarn in derselben Reihe (Fig. 66) und verursachen dadurch die Bildung von Längsleisten mit dazwischenliegenden Längsspalten. Dann vereinigen sich gleich nachher von den ursprünglichen Magenkrypten, die jetzt als stundenglasähnliche Ausbuchtungen in den Längsspalten wahrnehmbar sind, zwei und zwei neben einander liegende benachbarter Spalten, so dass die Falten in eine Reihe freiliegender Papillen getheilt werden. Diese haben Anfangs konkave Seitenflächen, nach der Höhe zu werden sie kegelförmig.



Textfig. 6.

Dieses bloß durch Worte nicht leicht aus einander setzbare Verhältnis habe ich durch die ganz schematisch gehaltene Textfig. 6, in welcher Drüsen, Krypten und Spalten schwarz gezeichnet sind, klarzustellen versucht. In dieser sind die einzelnen differenten Schichten der Magenwand durch partielle Entfernung in Form einer Treppe gleichzeitig zur Anschauung gebracht.

Die Papillen sind von einem Epithel ausgekleidet, das in Form mit dem gewöhnlichen Magenepithel übereinstimmt (Fig. 60). Nach unten zu setzt sich dies Epithel in das der Krypten fort und letzteres wieder in das der Drüsen, indem der helle Obertheil immer kleiner wird und in den tieferen Partien der Drüsen nicht zu unterscheiden ist.

Was das Sekret betrifft, das die Oberfläche bedeckt, so setzt es sich, wie schon längst bekannt, aus der Sekretion der Krypten mit Drüsen und des Epithels der Papillenoberfläche zusammen. Letzteres, das auch abgestoßene Zellen in größerer oder geringerer Anzahl enthält, liegt im ersteren eingebettet (Figg. 60 und 63). An Schnitten, senkrecht zur Oberfläche des Magens gelegt, wird so die Sekretschicht von parallelen abwechselnd hellen, aus den Krypten kommenden und mehr trüben, mit den Spitzen der Papillen in Zusammenhang stehenden, oft leicht gebogenen Bändern gebildet. An der Oberfläche parallelen Schnitten treten die Querschnitte der Papillen als runde, in das sonst homogene Sekret eingebettete, stärker gefärbte Inseln zu Tage. Die den einzelnen Drüsentubuli entsprechenden Sekretsäulchen, welche CAZIN bei der Ente beschreibt, habe ich hier nicht auffinden können.

Bei Mergus serrator und Anas crecca sind die Drüsen nicht verästelt, sondern jede von den in Gruppen geordneten Drüsen entspricht eine Magenkrypte.

Bei Laridae (Figg. 67 und 68) sind sie auch nicht getheilt. Jede schlauchförmige Drüse, an ihrem Ende leicht geschwollen, endigt in eine Krypte. Nach der Oberfläche zu schmelzen die Magenkrypten, wie bei Somateria, zusammen, und zwischen ihnen kommen die Papillen zu Stande.

Die Zellen der Krypten und Drüsen stimmen mit den entsprechenden bei Somateria überein, sind aber nicht cylindrisch, sondern kubisch oder etwas breiter als hoch. Die Oberenden sind geradlinig abgeschnitten oder leicht ins Lumen hineingewölbt.

Einer genaueren Untersuchung der Zellen durch dünne Schnitte tritt die Sekretschicht sehr lästig in den Weg. Diese Schwierigkeit habe ich zu umgehen versucht, theils dadurch, dass ich für meine Untersuchungen junge Thiere auswählte, theils dadurch, dass ich die Sekretschicht nach der Fixation und Härtung ganz entfernte.

An der von Larus fuscus auf diese Weise beseitigten Sekretschicht ragen die zahlreichen, den Krypten und Drüsen entsprechenden Zäpfchen hervor. Deren untere zugespitzte Enden sind biegsam, kommen in allen Winkeln zu den Oberenden vor und brechen leicht ab. Die Oberenden sind dagegen fester und verlaufen in gerader Richtung. Die Oberfläche der Zäpfchen, an denen keine Zellen haften, ist fast ganz glatt, nur stellenweise sind kleine Unebenheiten sichtbar. Dem entsprechend ist die Verbindung der Zellen in den Krypten und Drüsen an den zugehörigen Schnitten nicht aufgehoben.

Deutliche Eindrücke der Zellen in die Sekretmasse hinein waren bei Larus eben so wenig wie bei den übrigen Vögeln, die ich untersuchte, wahrzunehmen.

Wo die Drüsen verästelt sind, wie z. B. bei Somateria, ließ sich die Sekretschicht schwieriger ablösen und an den Sekretzäpfchen hafteten hier nicht ganz selten einige Zellen. Wurden diese aber durch Kalilauge entfernt, so boten die Zäpfchen ganz dasselbe Bild wie bei Larus. Intercelluläre Spalten sah ich in den Drüsen selbst nie. Verhältnissen, wie sie Wiedersheim beschreibt, gelang es mir nicht zu begegnen.

Die Drüsen sind an den Längsfalten des Muskelmagens bei Larus länger als in den Einsenkungen zwischen denselben. Die Sekretschicht erweist sich auch als etwas verschieden an diesen Stellen. Zwischen den Falten ist das Sekret des Papillenepithels und das der Krypten und Drüsen meistens zu einer homogenen Masse, in welcher man das Produkt des ersteren von dem des letzteren nicht unterscheiden kann, verschmolzen. In der über den Falten selbst liegenden Sekretmasse tritt um so deutlicher, je höher man nach dem Gipfel zu kommt, der Unterschied zwischen der Sekretion des Kryptenepithels und der des Papillenepithels hervor, indem die Zellenbestandtheile sich dem Sekret des letzteren immer mehr beimischen.

Die Erklärung dieses Verhältnisses ist wohl darin zu suchen, dass das Sekret der Krypten und Drüsen hier schon unter den Papillenspitzen theilweise erstarrt ist, und dass diese um die Papillen empordringende Masse eine Desquamation der Zellen derselben hervorruft.

Oft treten in der Sekretschicht mit der Oberfläche parallel verlaufende, stärker gefärbte Linien zu Tage. Diese, die dadurch zu Stande gekommen sind, dass dem Sekret des Papillenepithels hier eine große Menge celluläre Bestandtheile beigemengt sind, lassen sich wohl dadurch erklären, dass die Sekretion der Krypten mit ihren Drüsen nicht immer gleich rasch vor sich geht. Tritt diese in geringerem Umfange auf, so schmilzt das Sekret der Krypten mit dem der Papillen zusammen; ist sie aber eine größere und das Sekret schon etwas erstarrt, dann tritt, wie oben erwähnt, die Desquamation der Papillenzellen auf.

Es erübrigt noch, die sogenannte intermediäre Zone zwischen dem Drüsen- und Muskelmagen zu erwähnen.

Die Schleimhaut nimmt da, wo die zusammengesetzten Drüsen

aufhören, an Tiefe stark ab, ihre, um die Drüsenöffnungen sich reihenden Falten werden hier in frei endende Papillen getheilt, zwischen welchen die Blindsäcke ausmünden. Letztere nehmen an Zahl und Länge stark zu (Fig. 61), und da wo die Drüsen des Muskelmagens verästelt vorkommen, zeigen auch in dieser Zone die Endstücke der Blindsäcke kurze Zweige, deren Zahl und Länge nach dem Muskelmagen hin sich vergrößert (Fig. 62). Die Sekretmenge der Blindsäcke und der Oberfläche ist bedeutender als im Drüsenmagen und von zäherem Wesen, so dass das Sekret einen zusammenhängenden, an der Oberfläche festklebenden Überzug der Schleimhaut bildet. In diesen mischen sich dann, wenn man sich dem Muskelmagen weiter nähert, die zelligen Bestandtheile der Papillen.

Die Grenze zwischen Drüsen- und Muskelmagen ist also keine scharf ausgesprochene, und es ist unmöglich zu entscheiden, was als letzter Blindsack des Drüsenmagens und was als erste Drüse des Muskelmagens aufzufassen ist.

Epikrise.

Die Frage, welche nach dieser detaillirten Beschreibung der Magenschleimhaut sich uns aufdrängen muss, scheint mir in erster Linie die zu sein: In welchem Verhältnisse stehen die im Drüsenmagen beschriebenen Blindsäcke zu den zusammengesetzten Drüsen derselben Magenabtheilung und in welchem Zusammenhange stehen sie mit den Drüsen des Muskelmagens?

Bei mehreren Vögeln (Uria, Tringa, Haematopus) sind uns am Grunde dieser schlauchförmigen Gebilde, die ich mit dem indifferenten Namen »Blindsäcke« bezeichnet habe, Zellen begegnet, die ganz mit den, granulirte Sekretkörnchen enthaltenden Zellen der zusammengesetzten Drüsen identisch sind. Zahl und Vorkommen dieser Zellen sind sehr wechselnd. Was man aus diesem Funde schließen kann, ist, dass die im Drüsenmagen vorkommenden Blindsäcke und zusammengesetzten Drüsen desselben Ursprungs sind und genau zusammengehören.

Meine Resultate bekräftigen also vollständig die von Oppel (XX, p. 153) geäußerte Ansicht, dass die beiden Drüsenarten des Drüsenmagens der Vögel der einen Fundusdrüsenart der Reptilien entsprechen.

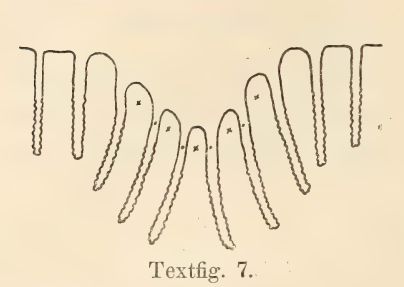
Wie hat sich nun aber der gegenwärtige große Unterschied zwischen diesen Anfangs gleichartigen Gebilden entwickelt?

Stellen wir uns vor, eine ursprünglich ebene Magenschleimhaut

mit gleichmäßig vertheilten Krypten und einfachen, schlauchförmigen Drüsen, wie wir sie bei mehreren Reptilien vorfinden, würde sich, um eine Vergrößerung ihrer Oberfläche zu erreichen, grubenförmig einsenken, so fänden die Drüsenenden, dadurch aus einander weichend, die günstigsten Raumverhältnisse für ihre Verzweigung und für ihr Wachsthum.

Durch eine solche, stellenweise auftretende Einsenkung der Schleimhaut würde ein Bild wie in der nebenstehenden Texfig. 7 zu Stande kommen.

Setzt sich nun die Einstülpung weiter fort, theilen sich dann die Drüsenschläuche, so dass mehrere von solchen in je einer Magenkrypte endigen und tritt in der centralen Partie dieser Einsenkung, wo der Platz am meisten beschränkt wird, eine Reduktion des die Krypten umgebenden Bindegewebes (*) ein, verbunden mit einer Verschmelzung einzelner Krypten (·), so wird dadurch ein Drüsenkomplex hervorgerufen, wie wir ihn nach Oppel's Beschreibung bei Thalassochelys caretta vor uns haben. Die Drüsenschläuche münden bei dieser mittels centraler Ausführungsgänge, während einzelne sich direkt an der Oberfläche entleeren.



Textfig. 7.

Zu diesem Bau bilden die bei mehreren Vögeln, z. B. Tringa maritima, gefundenen Verhältnisse nur eine weitere Entwicklungsstufe[1]. Die Zahl der einzelnen Drüsenschläuche ist hier größer, ihre Verästelung reicher und das ableitende Kanalsystem mehr zur Mitte des Drüsenpackets koncentrirt.

Von Interesse sind weiter die zwei Übereinstimmungen mit den Erscheinungen bei Thalassochelys, die ich bei Tringa maritima gefunden habe.

Erstens kommen bei Tringa im Anfange der Sammelröhren helle und granulirte Zellen gemischt vor (mit absoluter Sicherheit habe ich dies bei anderen Vögeln nicht konstatiren können), ein Verhältnis, welches an und für sich nicht so auffallend ist, da ja die zwei Zellenarten von gleichwerthigen Mutterzellen sich ursprünglich diffe-

[1] Es muss hier hervorgehoben werden, dass Oppel (XX und XXIII) der Erste ist, der auf die principielle Übereinstimmung zwischen den Drüsen von Thalassochelys und denjenigen der Vögel aufmerksam gemacht hat.

renzirten; bei den meisten Vögeln scheint aber die lokale Trennung zwischen beiden Zellenarten streng durchgeführt zu sein.

Der zweite Berührungspunkt ist der, dass eben die Blindsäcke, welche den zusammengesetzten Drüsen am nächsten liegen, in diese selbst aber nicht hineingezogen werden, so häufig die für diese charakteristischen granulirten Zellen enthalten. Die Grenzen des Komplexes sind also nicht immer scharf gezogen. Ähnliche Verhältnisse machen sich an der Übergangsstelle des Schlundes in den Magen geltend. Diese Partie bietet für die oben untersuchten Vögel kein für alle geltendes, prägnantes Bild, indem dieselbe bei jedem Vogel durch ihren fortwährend wechselnden, gleichsam fließenden Zustand ein anderes Aussehen annimmt. Bald wird diese Zone von der Ösophagus- bald von der Magenschleimhaut eingenommen. Bald sind in letzterem Falle hier zusammengesetzte Drüsen zu erblicken, bald nicht. Nun finden wir bei dem untersuchten Exemplare von Haematopus in dieser Gegend oft Drüsenzellen in den Blindsäcken, sonst im Drüsenmagen aber nicht. Die Rückbildung der schlauchförmigen Fundusdrüsen außerhalb der Koncentrirungsstellen hat wegen der schwankenden Verhältnisse keinen festen Boden gefunden.

Die Ursache der Koncentrirung der Drüsen bei den Vögeln und die dadurch bedingte kolossale Vergrößerung der sekretorischen Oberfläche ist oft früher hervorgehoben worden. Sie ist darin zu suchen, dass ein großer Theil der ursprünglich nur chemisch wirkenden Schleimhaut zu einem mechanisch arbeitenden Organe umgebildet ist. Der Vorgang ist also dem bei Manis javanica bekannten analog, wo die mit einem geschichteten Pflasterepithel bedeckte Magenoberfläche dieses zahnlosen Thieres als ein Verkleinerungsorgan der Nahrung dient, und die Drüsen in große Packete gesammelt sind.

Es ist in diesem Zusammenhang zu bemerken, dass, wenn früher von der Übereinstimmung im Bau zwischen den Drüsen bei Vögeln und gewissen Cheloniern die Rede war, auch diese nur als eine Konvergenzbildung anzusehen ist. Dass ähnliche Drüsenformen bei den gemeinsamen Vorfahren sich gefunden haben, kann man sich, wenn man die gegenwärtigen Verhältnisse bei anderen Cheloniern, Crocodiliern und Lacertiliern im Auge behält, nicht leicht denken.

Wie früher geschildert, zeigen die zusammengesetzten Drüsen einen etwas wechselnden Bau, das Princip ist jedoch immer dasselbe, und die einzelnen Formen gehen in einander über.

Bei Anas boschas, wo eine deutliche Centralhöhle vorhanden

ist, münden die weiten Drüsentubuli, radial zu ihr gereiht durch ganz kurze Sammelröhren in sie hinein. Bei anderen Enten (A. Penelope und A. crecca) sind diese Sammelröhren etwas länger. Bei Haematopus kommt eine schmälere Centralhöhle vor, in welche die Drüsentubuli entweder durch ganz kurze Sammelröhren hinein sich öffnen oder durch längere, die erst ein Stück nach der Oberfläche zu der Centralhöhle parallel verlaufen und dann in diese eintreten. An Querschnitten trifft man in Folge dessen in der Mitte der Drüse ein großes Centrallumen und um dieses herum mehrere kleinere Röhren.

Bei Passer können wir nicht mehr von einer Centralhöhle sprechen, da die Sammelröhren hier in zwei oder drei größere Gänge münden, die in der Mitte der Drüse liegen. Erst im oberen Theile derselben vereinigen sich diese größeren Röhren zu einem gemeinsamen Ausführungsgange.

Bei Totanus und Sturnus ist das Verhältnis ein ähnliches. Die zahlreichen Sammelröhren nehmen nämlich die centrale Partie der Drüse ein, und bei Sturnus vereinigen sie sich erst ganz nahe an der Ausmündungsstelle an die Oberfläche zu einem gemeinsamen Gange.

Betreffs dieser Drüsentypen scheint es mir, dass man diejenigen, denen wir bei z. B. Tringa maritima, Sturnus, Totanus und anderen begegnen, als mit dem ursprünglichen Baue am meisten übereinstimmende und als aus diesem mehr geradlinig entwickelte Formen anzusehen hat, während die Drüsen, die sich durch eine große Centralhöhle auszeichnen, als sekundär hervorgegangene, durch Verschmelzung und Reduktion der Sammelröhren entstandene Bildungen zu betrachten sind. Als ein Zeichen dieser Verschmelzung treten hier die einzelnen Drüsentubuli mit erheblich größerem Durchmesser auf als die Tubuli der ersteren Formen.

Was die dem Sammelkanalsystem angehörenden Zellen betrifft, haben wir gesehen, dass sie in Ausbreitung und Aussehen viele Variationen darbieten. Bei Larus sind sie klein, kubisch, mit großen Kernen und einem fein granulirten Protoplasma, dessen Oberende Schleimreaktion giebt. Beim Huhn sind es hohe, prismatische Zellen, die den Oberflächenepithelien des Magens in vielen Beziehungen gleichen, bei den Enten lange, schmale, helle Zellen, bei einer Reihe anderer Vögel (Passeridae, Coraciidae, viele Limicolae) Zellen, die in Bezug auf Form und Aussehen in den unteren Partien der Drüse mit den Schleimzellen in den Ösophagusdrüsen übereinstimmen,

sich aber nicht wie diese durch Schleimfarben färben lassen, und in dem oberen Theile der Drüse dem Oberflächenepithel mehr ähnlich sind.

Eine genauere Beziehung zwischen Vorkommen und Aussehen dieser Zellen und der Nahrung des Thieres scheint wohl plausibel, doch vermag ich nicht auf Grund eines so beschränkten Materials wie des meinigen eine solche näher festzustellen[1].

Die in den zusammengesetzten Drüsen vorkommenden granulirten Zellen mit den Belegzellen der Säugethiere zu vergleichen, wie einzelne Untersucher es unternommen haben, findet kaum irgend eine Stütze in der mikroskopischen Anatomie; die ersteren scheinen eben so einseitige Differenzirungen der ursprünglichen Magendrüsenzellen nach einer Richtung hin zu sein wie die letzteren nach einer anderen.

Nachdem wir im Vorhergehenden gesehen haben, dass meine Resultate die von Oppel geäußerte Meinung, die Blindsäcke und zusammengesetzten Drüsen des Drüsenmagens seien als ursprünglich gleichartige Gebilde, der einen Fundusdrüsenart der Reptilien homolog aufzufassen, vollständig bestätigen, so bleibt uns nun noch übrig, einen kurzen Blick auf die jetzigen Formen der rückgebildeten Fundusdrüsen, die Blindsäcke, zurückzuwerfen.

Wir haben diese recht variirend bei den untersuchten Vögeln gefunden. Bei einigen (z. B. Huhn) trafen wir sie als Epithelröhren, deren Lumen kaum wahrnehmbar ist, da die Zellen mit ihren Oberenden einander fast anliegen. In diesen Röhren kommen ziemlich häufig Mitosen vor, während solche oberhalb der Mündung erheblich seltener sind. Diese Epithelschläuche scheinen hier nur als Regenerationsherde des Oberflächenepithels zu dienen.

Bei anderen Vögeln (Passeridae, Coraciidae, einigen Limicolae) sind die Blindsäcke weiter, oft getheilt, und ihr Lumen ist mit einem Sekret angefüllt, das in der Farbreaktion nicht mit dem von den Oberflächenepithelien producirten übereinstimmt, da es sich nicht wie das letztere durch Schleimfarben, sondern z. B. durch Pikrinsäure und durch Eosin färben lässt und in nicht geringem Maße dem Sekrete der Drüsen des Muskelmagens ähnelt. Hier

[1] Wenn Teichmann (XXXI, p. 242) sich hierüber so äußert: »bei der Taube enthält der Drüsenmagen nur eine Art von Drüsenzellen (eine Anschauung, die also Hasse 25 Jahre vorher als unrichtig nachgewiesen hatte), und zwar sind diese den Belegzellen des Säugethiermagens sehr ähnlich. Bei der Krähe hingegen, einem kropflosen Vogel, enthält der Drüsenmagen auch Gruppen solcher Drüsen, wie sie im Taubenkropf vorkommen«, so kann man wohl diese ziemlich unbegründete Vermuthung unberücksichtigt lassen.

müssen also die Blindsäcke als Drüsen bezeichnet und im Vergleich zu den Schläuchen der zusammengesetzten Drüsen als junge Gebilde angesehen werden.

Nach dem Übergange des Drüsenmagens in den Muskelmagen hin nehmen diese Blindsäcke bei allen Vögeln allmählich die Natur der Drüsen des letzteren an. Aus diesem Verhältnisse kann man indessen — ich schließe mich hier Oppel an — nicht ohne Reservation die Blindsäcke des Drüsenmagens mit den Drüsen des Muskelmagens gleichstellen, wie Cazin es macht.

Da nämlich die Reptilien Verschiedenheiten zwischen den Drüsen der Pylorus- und der Funduszone aufweisen, scheint es mir nach der systematischen Stellung der Vögel zu den Reptilien unmöglich, diejenigen Formen bei den Vögeln als primitiver zu betrachten, bei welchen solche Unterschiede nicht so stark hervortreten. Nach dem Verhältnis der übrigen Organisation der Vögel zu den Reptilien ist eher anzunehmen, dass die Formen bei weit von einander divergirenden Drüsen im Pylorus und Fundus eine Fortsetzung der Reptilienzustände bilden, und dass da, wo ein kontinuirlicher Übergang zwischen beiden Zonen besteht, eine Konvergenzerscheinung vorliegt. Es wäre also nach dieser Anschauung die Übergangspartie so zu Stande gekommen, dass die Drüsen der einen Zone aus dem bei Reptilien realisirten ursprünglichen Typus sich progressiv entwickelt haben — zu Drüsen des Muskelmagens —, während in der anderen Zone eine regressive Metamorphose eingetreten ist, welche die früher abweichende Form sekundär in eine der der ersteren ähnliche zurückverwandelt hat — zu Blindsäcken des Drüsenmagens.

Man kann sich andererseits auch denken, dass die Übereinstimmung der beiden Drüsenformen in der intermediären Zone darauf beruhe, dass die zwei Gebilde sich hier weniger von einer ursprünglichen und gemeinsamen Magendrüsenform entfernt hätten, und dass also hier nie eine scharfe Grenze zwischen den zwei Formen gezogen gewesen wäre.

Im Zusammenhang mit der Rückbildung derjenigen Fundusdrüsen, die nicht in die großen Packete hineingezogen werden, und der Entwicklung eines nur mechanisch wirkenden Pylorusmagens steht wahrscheinlich die Oberflächenvergrößerung durch Faltenbildung der Drüsenmagenschleimhaut. Die Spalten zwischen diesen Falten müssen als einseitig zusammengeschmolzene Magenkrypten aufgefasst werden. Die halbmondförmige Anordnung dieser Falten zu den Ausmündungsstellen der zusammengesetzten Drüsen ist wohl mit der

koncentrischen Einstülpungsweise der Schleimhaut in Verbindung zu bringen.

II. Bindegewebe und lymphadenoides Gewebe.

A. Ösophagus.

Historische Übersicht. HASSE (XXIII, 1865) ist der Erste, der darauf aufmerksam macht, dass das Bindegewebe der ganzen Ösophaguswand eine zusammenhängende Masse bildet, indem es von außen zwischen die Muskelschichten eindringt, um sich in den Falten auszubreiten. Dasselbe ist reich an elastischen Fasern. Aber besonders ist dies der Fall bei einer äußerst dünnen Schicht, die zwischen der Längsmuskelschicht und der »Propria« liegt. Diese Schicht nennt HASSE »Nervea«.

In dem untersten Theile des Ösophagus finden sich nach KLEIN (XVI, 1871) beim Huhn mehr oder weniger scharf begrenzte Lymphfollikel, die entweder außerhalb der Drüsen liegen, oder zwischen diesen bis nahe an das Epithel reichen.

RENAUT (XXVIII, 1879) beschreibt, wie bei den Enten das periglanduläre Bindegewebe sich mit Leukocyten infiltriren und zu einem retikulären Gewebe verändern kann, so dass die Drüse in dem cavernösen Gewebe gleichsam eingegraben liegt. Auch die Blutgefäße führenden Bindegewebsleisten, die sich in die Drüse eindrängen und die sekretorische Oberfläche derselben vergrößern, können mitunter mit Leukocyten ganz infiltrirt werden. Solche Leisten sind nicht mit dem gewöhnlichen Drüsenepithel bedeckt, sondern nackt oder mit platten Zellen überzogen. Mit diesen Leisten kommen dann die Drüsenzellen in Berührung und bilden an Schnitten um sie einen Kranz. Wegen der großen morphologischen Bedeutung, welche dem lymphadenoiden Gewebe hier beim Aufbaue der Drüsen zukommt, schlägt RENAUT vor, diese Drüsen als lympho-glanduläre Organe zu bezeichnen.

RUBELI (XXIX, 1890) sagt p. 49: »Was das Vorkommen von lymphadenoidem Gewebe betrifft, so konnte ich bei Huhn und Taube nichts nachweisen, was diesen Namen verdient.«

Über Leukocytenansammlungen im Ösophagus sagt GLINSKY (XI, 1894) p. 529: »Bei den Wasservögeln, z. B. bei der Ente, Gans, findet man im mittleren oder unteren Drittel der Speiseröhre sowohl abgesonderte Follikel, wie auch Einlagerungen von einem diffusen adenoiden Gewebe vor, aber nirgends ist diese Eigenthümlichkeit so scharf ausgeprägt, wie in der Übergangszone aus der Speiseröhre in den Vormagen, wo auf einer bedeutenden Ausdehnung die Grundlage der Schleimhaut in eine adenoide Substanz mit zahlreichen deutlich abgegrenzten Follikeln verwandelt ist. Das Epithel der Oberfläche ist dieser Gegend entsprechend in seiner Dicke an Leukocyten ungewöhnlich reich. Eine kontinuirliche Schicht dieser letzteren bedeckt die freie Oberfläche des Epithels, wo man wandlose Kanälchen findet, durch welche die Emigrirung von Leukocyten aus tiefer gelegenen Schichten vor sich geht. Auf Grund der großen Ähnlichkeit der Struktur dieser Region mit der Struktur der Mandeln und der sog. Tonsilla pharyngea LUSCHKA's schlage ich vor, diese Region Tonsilla oesophagea zu nennen.« In den Noduli hat GLINSKY Keimcentren mit Mitosen gesehen.

BARTHELS (I, 1895) beschreibt das Bindegewebe bei den meisten Arten als feinfaserig. In seiner Beschreibung der Ösophaguswand bei Larus canus sagt

er p. 684: »Diejenige Schicht des Bindegewebes, welche zwischen den Drüsen gelegen ist, und stellenweise auch noch eine dünne Lage unter dem Fundus derselben, ist sehr reich an Kernen und man sieht fast keine Fasern, während die darunter liegende Hauptmasse des Bindegewebes grobfaserig erscheint und arm an Kernen.« Auch bei Alca torda zeigt sich das Bindegewebe, welches die Drüsen umgiebt, reicher an Kernen. In seiner Zusammenfassung heißt es weiter (p. 686): »Das Ende des die Drüsen umgebenden Bindegewebes zeigt vielfach einen besonderen Verlauf.«

Eigene Untersuchungen.

Man kann in der Ösophaguswand zwischen einem äußeren, einem intermuskulären, und einem inneren Bindegewebe unterscheiden.

Das äußere Bindegewebe — Hasse's Adventitia — liegt außerhalb der Muscularis und ist reich an größeren Gefäß- und Nervenstämmen. Nach innen dringt dann das Bindegewebe zwischen die Muskelschichten hinein und wird hier zu dem intermuskulären Bindegewebe, dessen Fasern meistens einen zum Lumen radialen Verlauf haben und zwischen den Muskelbündeln ein dichtes Flechtwerk bilden. Tiefer dem Inneren zu folgt sodann das innere Bindegewebe, das den Raum zwischen der Längsmuskelschicht nach außen und der Epithelschicht nach innen zu ausfüllt. Dies letztere Bindegewebe repräsentirt bei den meisten Vögeln die Hauptmasse der, wie es scheint konstant vorkommenden Längsfalten. Bei Gallidae sehen wir jedoch, dass die innere Längsmuskelschicht in diese eingefaltet und das innere Bindegewebe hier von geringerer Mächtigkeit ist, während das intermuskuläre Bindegewebe zwischen der Ringmuskelschicht nach außen und der Längsmuskelschicht nach innen einen an Schnitten kegelförmig aussehenden Vorsprung in der Mitte der Falten bildet (Fig. 31).

Dieses ganze zusammenhängende Bindegewebe ist fibrillär. Die Fasern des inneren haben hauptsächlich einen mit der Basalschicht des Oberflächenepithels oder der Drüsen parallelen Verlauf, sind aber in der Mitte der Falten radial zum Ösophaguslumen gelegen.

Im Bindegewebe treten elastische Fasern auf, von deren außerordentlich großer Zahl nur die Weigert'sche Elastinfärbung ein klares Bild zu geben vermag. Von dem äußeren Bindegewebe dringen diese Fasern zwischen die Muskelbündel, die sie durchsetzen, und wo sie besonders stark sind, in die Falten bis zu der Epithelschicht, die Drüsen umgebend, hinauf.

Während die Hauptmasse des inneren Bindegewebes ziemlich arm an Gefäßen ist und nur größere enthält, zeichnet sich das um

die Drüsen liegende durch seinen Reichthum an Kapillaren aus, die bis zur Basalschicht des Epithels empordringen und die Drüsen umranken.

Bei den meisten oben beschriebenen Arten begegnet man hier Leukocytenansammlungen, und dieser Theil des Bindegewebes erhält hierdurch das Aussehen eines adenoiden Gewebes. Da wo sich keine Leukocytenansammlungen finden, ist auch kein Unterschied zwischen diesem Bindegewebe und dem umliegenden, von der größeren Anzahl der Kapillaren abgesehen, zu bemerken.

Um die Drüsen herum ist das Bindegewebe dichter zusammengedrängt, eine »struktur- und kernlose Membrana propria« habe ich bei den Vögeln nicht unterscheiden können.

Was das Vorkommen von Leukocyten im Bindegewebe betrifft, so zeigt dieses große Differenzen bei den verschiedenen Arten, und bietet so viel Interessantes, dass ich es für nicht unangebracht erachte, diese Verhältnisse im Zusammenhang durchzugehen.

Bei einigen Arten, wie Larus, Uria, Colymbus, Totanus, liegen durch den ganzen Ösophagus hindurch Leukocyten zwischen den Drüsen, an einzelnen Stellen in verschwommen begrenzten Häufchen sich sammelnd. Besonders da, wo es zu solch größeren Ansammlungen kommt, wandern die Leukocyten theils durch das Drüsenepithel und theils durch das nicht sehr dicke Oberflächenepithel, das aus runden, wenig verhornten Zellen besteht, durch, indem das letztere bei einer solchen Durchwanderung in großem Maßstabe das Aussehen eines rareficirten Epithels annimmt.

Bei anderen Arten, wie Sturnus und Turdus und noch mehreren, kommen auch Leukocyten überall im Ösophagus vor, aber nicht als eine diffuse Infiltration des Bindegewebes, wie bei Larus, sondern sie treten in mehr oder weniger scharf begrenzte Häufchen gesammelt auf, die den Drüsen dicht anliegen. Von diesen Häufchen wandern die Leukocyten in großer Anzahl in das Oberflächenepithel und in die Drüsen hinein, in ersteres nur ein kleines Stück weit vordringend. In den oberen, verhornten Zellen sind sie nie anzutreffen. Was die Einwanderung der Leukocyten in die Drüsen betrifft, ist Folgendes zu bemerken. Von zwei Drüsen, die neben einander liegen, kann die eine ganz frei von Leukocyten sein, während das Epithel der anderen von solchen so durchsetzt ist, dass die Grenze desselben gegen die Leukocytenmasse nicht unterscheidbar ist, und während die eine Seite einer Drüse ganz frei ist, kann die andere ganz durchsetzt sein. Während die Bindegewebshülle einer Drüse eine

scharfe Grenze zwischen dem Drüsenepithel und dem adenoiden Gewebe bildet, sind in anderen Drüsen einige Leukocyten durch diese eingedrungen und liegen zwischen den Basaltheilen der Drüsenzellen. In anderen Drüsen wiederum bemerkt man das Eindringen einer größeren Zahl von Leukocyten, und so kommen dem Untersucher alle Übergänge bis zu den Drüsen, in welchen man die Grenze der Drüsenzellen gegen das Bindegewebe nicht mehr wahrnehmen kann, zu Gesichte (Fig. 29). In solchen finden sich dann die durchgewanderten Leukocyten auch im Lumen. Auch im Ausführungsgange sind Leukocyten zwischen seinen Zellen und zwischen diesen und den umliegenden Epithelzellen zu sehen. Drüsen, von Leukocyten so durchsetzt, dass ihre Zellen von einander losgerissen in der Leukocytenmasse liegen, begegnet man nur selten. Gewöhnlich färben sich auch die Drüsenzellen, zwischen welchen die Leukocyten liegen, mit Schleimfarben.

Bei der Mehrzahl der Enten, die ich untersuchte (Anas boschas, Anas Penelope, Somateria mollissima, Mergus serrator) wies die Schleimhaut des Ösophagus nicht überall Leukocytenansammlungen auf, während ich solche konstant in der Übergangszone aus dem Ösophagus in den Drüsenmagen vorfand. An dieser Stelle bilden die Leukocyten theils gut abgegrenzte größere und kleinere Noduli, theils mehr diffuse Infiltrationen.

Diese letzteren Leukocytenanhäufungen sind, wie oben angeführt, erst durch Glinsky genauer beschrieben und mit dem Namen Tonsilla oesophagea bezeichnet worden.

Die erwähnte Region stimmt in ihrem Baue mit den Zungen- und Gaumenmandeln der Säugethiere in höherem Grade überein, als aus der Beschreibung und Abbildung Glinsky's hervorgeht.

Eine Abbildung von einer solchen Tonsille bei Anas boschas ist in Fig. 35 wiedergegeben.

Das Oberflächenepithel bildet hier mehrere tief hinabdringende hohle Zäpfchen, deren Lumen sich an der Oberfläche öffnet. Bei dem meiner Fig. 35 zu Grunde liegenden Präparate stand zwar das Lumen des hier wiedergegebenen großen, mittleren Balges nicht in Verbindung mit der Oberfläche, in den folgenden Schnitten war jedoch die Verbindung hergestellt.

Die Wand des Zäpfchens wird von einem mehrschichtigen Epithel, das den tieferen Zellenreihen des Oberflächenepithels ganz ähnlich ist, gebildet. Diese Bälge liegen in einem adenoiden Gewebe eingelagert, welches durch straffe Bindegewebszüge gegen die unter-

liegende Muscularis und die auf der einen Seite liegenden zusammengesetzten Magendrüsen scharf abgegrenzt wird.

Von den Noduli und dem übrigen adenoiden Gewebe aus sind die Leukocyten in großer Menge in die Balgwände eingedrungen und durch diese hindurch in das Lumen gelangt, in welchem an dem unteren Ende auch Hornkugeln vorkommen.

Wo die Bälge an die Oberfläche münden, liegen auch große Ballen von Leukocyten als eine zusammenhängende Masse. An mehreren Stellen ist die Epithelgrenze des Balges gegen das adenoide Gewebe wegen der starken Leukocyteneinwanderung verwischt. Auch in die unteren Schichten des Oberflächenepithels sind die Leukocyten eingewandert, seine Grenze ist jedoch überall deutlich erkennbar; die Menge der Leukocyten ist hier oben auch eine geringere als tiefer nach unten in der Schleimhaut.

Außer dem großen Balg, dessen Zusammenhang mit dem Oberflächenepithel in der Figur deutlich sichtbar ist, kann man neben ihm im adenoiden Gewebe solide oder hohle Epithelkugeln, die nicht in Verbindung mit dem Oberflächenepithel stehen, unterscheiden. Diese sind theils Bälge, die vom Schnitte tangential getroffen sind (z. B. der rechts liegende), und deren Verbindung mit der Oberfläche man in den folgenden Schnitten feststellen kann, theils kann man diese Verbindung nicht sicher erkennen, nur durch die hier stark auftretende Leukocytenansammlung, die das Bild eines den Balg fortsetzenden und nahe an das Oberflächenepithel reichenden Streifen bietet, vielleicht ahnen.

Ähnliche Bildungen im untersten Theile des Ösophagus habe ich beim Huhn gefunden. Das adenoide Gewebe streckt sich aber hier auch in den Anfangstheil der Magenschleimhaut hinein. Dasselbe war mit Anas Penelope und crecca der Fall.

Bei Mergus serrator habe ich an der Übergangsstelle vom Ösophagus in den Magen außer Bälgen, wie die bei Anas boschas beschriebenen (Fig. 33), auch Krypten gefunden, deren Wand hauptsächlich von Magenepithel gebildet ist, zum Theil aber auch von Ösophagusepithel, das sich an Schnitten oft wie Inseln zwischen dem ersteren ausnimmt. Durch diese von Ösophagusepithel ausgekleideten Wandtheile geht die Leukocytenwanderung vor sich (Fig. 34).

In dieser Gegend, in welcher sich bei Anas boschas die Bälge mit den Noduli vorfanden, zeigten sich nun bei Somateria mollissima solche nicht, dagegen war diese Stelle von dicht an einander liegenden, großen Drüsen mit stark gefalteten Wänden ausgefüllt,

deren Fundustheile sich fast bis zur inneren Längsmuskelschicht hinab erstreckten. Erst als ich die Grenze zwischen Ösophagus und Drüsenmagen überschritten hatte, traf ich hier auf ähnliche Erscheinungen wie die bei Anas boschas im untersten Theile des Ösophagus beobachteten, indem die zuvorderstliegenden Blindsäcke des Magens, die außerordentlich erweitert waren, sich nach unten zu in Bälge fortsetzten, von demselben Aussehen wie die bei Anas boschas gefundenen. Die ganze Tonsillenbildung war gleichsam nach dem Anfangstheile des Drüsenmagens verschoben, und die erste zusammengesetzte Drüse des letzteren lag hier nicht so nahe an der Übergangsstelle aus dem Ösophagus in den Magen wie bei Anas boschas (vgl. Textfig. 9).

Als Beobachtungen von einigem Interesse bringe ich noch die bei Anas crecca gemachten, die ich schon oben (p. 495) kurz schilderte, in Erinnerung. Bei dieser Art fand ich außer Tonsillenbildungen von großer Mächtigkeit im Endtheile des Ösophagus auch Leukocytenansammlungen um viele, höher im Ösophagus gelegene Drüsen herum. Diese Drüsen sind von den gewöhnlichen dadurch verschieden, dass ein Theil ihrer Wand nicht aus dem gewöhnlichen Drüsenepithel gebildet wird, sondern aus einem mehrschichtigen Epithel besteht, das den tieferen Schichten des Oberflächenepithels, mit welchen auch dieser Wandtheil in direktem Zusammenhange sich befindet, ganz ähnlich ist. Eben um diese Theile der Drüsen zeigen sich die Leukocytenansammlungen, und durch dieses mehrschichtige Epithel findet ihre Wanderung statt, indem sie das sekretorische Epithel der Drüse so gut wie unberührt lassen. Wir haben also hier eine Kombination von Drüse und Balg vor uns.

Die untersten Ösophagusdrüsen zeigen beim Huhn in dem der Tonsille anliegenden Theile ganz dasselbe Bild, indem diese Partie ein jedenfalls zweischichtiges, ganz von Leukocyten durchsetztes Epithel aufweist, die andere Seite aber gewöhnliches Drüsenepithel ohne Leukocyteninfiltration.

Dieser Übersicht der behandelten Specialuntersuchungen will ich noch hinzufügen, dass sie überall einer bedeutenden individuellen Variation unterworfen sind.

Es frägt sich nun: Sind wir im Stande, diese Details unter einen allgemeinen Gesichtspunkt zu sammeln und eine Antwort auf die Frage nach der Bedeutung der Leukocytenansammlungen in der Schleimhaut des Ösophagus[1] und der Auswanderung von dieser aus zu geben?

[1] Ich betone ausdrücklich, dass ich hier nur vom Ösophagus spreche.

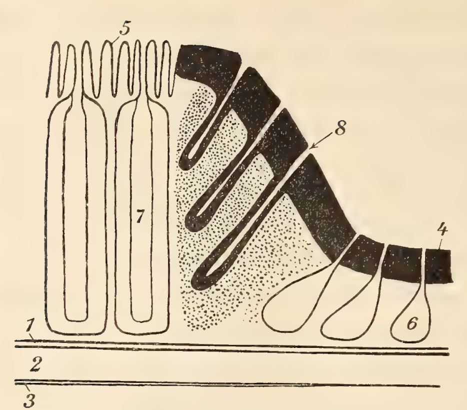
Ich werde nicht auf alle Theorien, die über diese Punkte aufgestellt wurden, eingehen, das würde zu weit führen. Eine Auffassung, die mit der meinigen am meisten übereinstimmt, finde ich bei OPPEL in seiner Behandlung des Lymphgewebes des Darmes angedeutet, er sagt hier (XXI, p. 422):

»Es wäre auch noch eine andere Auffassung möglich, die ich jedoch vorläufig nicht zu der meinigen machen kann, und die ich daher nur kurz, ohne auf ein Für und Wider einzugehen, skizziren möchte. Diese Möglichkeit wäre: Den Leukocyten des Darmes kommt überhaupt keine Bedeutung für die Verdauung zu. Die Leukocyten kommen nur in die Darmmucosa, weil sie dort eine Quelle guter Ernährung finden. Aus demselben Grunde entstehen im Darme als Bildungsherde von Leukocyten die Noduli des Darmes.«

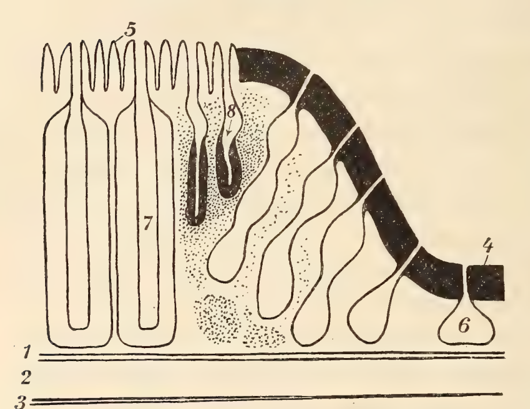
Zu diesen Worten möchte ich nur beifügen, dass die Leukocyten in der Ösophagusschleimhaut außer guten Ernährungsverhältnissen auch einen guten Platz für ihre Ausbreitung finden.

Wir sehen bei den Vögeln oft, wie erwähnt, die größte Ansammlung der Leukocyten in der Übergangsstelle vom Ösophagus in den Drüsenmagen. Hier bieten sich eben auch die besten Raumverhältnisse für ihre Ansammlung. Die Wand verdickt sich nämlich oft hier ganz bedeutend wegen des Auftretens der großen, zusammengetzten Magendrüsen. Diese Verdickung trifft besonders das Bindegewebe, indem Epithel- und Muskelschicht aus einander weichen. Bei den Enten tritt sie ganz plötzlich ein und ist bei der großen Länge der ersten Magendrüsen sehr erheblich. Bei mehreren anderen Vögeln ist das Verhältnis hier ein anderes. Bei einem Exemplare von Podiceps auritus, dessen Magendrüsen eben so groß sind, wie bei den Enten, fand ich zunächst diese Verdickung der Wand allmählich vor sich gehend, da die ersten zusammengesetzten Drüsen klein sind und im Anfangstheile des Magens nach und nach an Größe zunehmen. Hier begegnet man keinen großen Leukocytenansammlungen, wie ich annehme, in Folge des Mangels von günstigen Raumverhältnissen. Dasselbe ist der Fall bei Lagopus subalpinus und vielen anderen Arten, wo auch kein Raum für größere Anhäufungen übrig bleibt. Die schematischen Figuren werden diese Verhältnisse ohne weitere Erklärung deutlich machen.

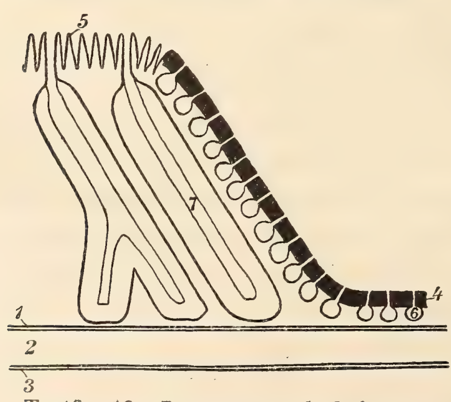
Was nun die Auswanderung der Leukocyten selbst betrifft, so kann ich in dieser nur eine Folge der Neigung zum Wandern, die den Leukocyten zukommt, erblicken. Sie wandern, um Nahrung zu suchen, dorthin, wo ihnen der geringste Widerstand entgegentritt.



Textfig. 8. Anas boschas.



Textfig. 9. Somateria mollissima.



Textfig. 10. Lagopus subalpinus.
1, innere Längsmuskelschicht; *2*, Ringmuskelschicht; *3*, äußere Längsmuskelschicht; *4*, Ösophagusepithel; *5*, Magenepithel; *6*, Ösophagusdrüse; *7*, zusammengesetzte Magendrüse; *8*, Balg.

Wir finden von Leukocyten dicht umgebene Drüsen, ohne irgend eine Einwanderung zwischen den Zellen derselben entdecken zu können; in die daneben liegenden Drüsen hingegen sind Massen von Leukocyten eingewandert. Ist das Oberflächenepithel dünn, so sehen wir die Leukocyten ganz durch dasselbe hindurchdringen, besitzt es eine größere Dicke, treten oft zahlreiche Leukocyten in den tiefen, aus jungen Zellen bestehenden Schichten auf, in den obersten, mehr verhornten Schichten jedoch keine Leukocyten mehr — Verhältnisse, die alle nur durch die Hervordrängungskraft der Leukocyten und die Widerstandskraft des Epithels, resp. seiner Hüllen, an den gegebenen Stellen zu erklären sind.

In Bezug auf die Tonsillenbildungen bei den Enten fasse ich die Bälge als Drüsenanlagen auf, die nicht zur Entwicklung gelangt sind. Hiermit stimmt ihre Form überein, weiter der Umstand, dass man da, wo

bei einer Art (z. B. Anas boschas) solche Bälge vorkommen, bei einer anderen Art derselben Familie (z. B. Somateria moll.) entwickelte Drüsen von eben so großer Länge wie diese vorfindet; ferner spricht dafür, dass man Drüsen begegnen kann, in welchen die eine Wand Drüsenepithel trägt, die andere aber wie ein Balg gebaut ist (z. B. beim Huhn im Endtheile des Ösophagus, bei Anas crecca auch sonst im Ösophagus).

Warum diese Drüsenanlagen oder Theile derselben nicht ihre volle Entwicklung erreicht haben, und wesshalb eben in dieser unteren Region am häufigsten die Entwicklung zurückbleibt, das vermag ich nicht zu erklären. Vielleicht kann die Ursache davon darin liegen, dass die Leukocyten hier sich schon in einem so frühen Entwicklungsstadium ansammelten, dass sie die Ausbildung der Drüsen in erheblichem Maße beeinträchtigten.

Nehmen wir nun an, diese mangelhafte Entwicklung werde mit der Zeit ganz konstant, so dass aus diesen Drüsenanlagen nie ausgebildete Drüsen entstehen, dann haben wir hier eine Bildung vor uns, die vollkommen mit den Verhältnissen bei den Zungenbälgen und Pharynxtonsillen der Säugethiere übereinstimmt. Und in Folge dessen muss sich uns die Frage aufdrängen: Sind nicht auch diese letzteren Bildungen in ähnlicher Weise entstanden, sind nicht auch diese als durch die Zeit rückgebildete Drüsen aufzufassen? Die nähere Prüfung dieser Frage gehört aber nicht hierher.

Welche Bedeutung für den Organismus hat wohl die Ein- und Durchwanderung der Leukocyten?

Hier liegt der Weg für Hypothesen offen und, wie bekannt, sind die Versuche, diese schwierige Frage zu beantworten, auch in großer Zahl unternommen worden. Mehrere von den gegebenen Erklärungen scheinen mir mehr genial als befriedigend. Wenn z. B. Flesch (VI, p. 286), der, wie bekannt, zuerst den Zusammenhang der Ausführungsgänge der Ösophagusdrüsen mit Noduli bei den Säugethieren genauer beschrieben hat, die Möglichkeit hervorhebt, dass die Leukocyten den Zweck haben könnten, durch ihr Auflösen die secernirte Flüssigkeit zu verändern, damit diese weniger leicht durch Diffusion wieder in die Körpersäfte zurückkehren könne, und damit sie gegenüber den Gewebselementen eine weniger differente, weniger reizende chemische Beschaffenheit erhalte, so ist wohl in erster Linie hervorzuheben, dass man sich die Drüsenzellen kaum als todte thierische Membranen, durch welche jede Flüssigkeit »diffundirt«, zu denken hat; ferner dass es, wie oben geschildert, Fälle giebt, in denen man

im größten Theile des Ösophagus die Drüsen vollständig ohne umliegende Noduli antrifft, und in denen also die Gewebselemente gegen den »chemischen Reiz« des Schleimes ganz ungeschützt sind.

Rubeli (XXIX, p. 60) sagt über diese Frage Folgendes: »Wenn wir annehmen, dass die Anwesenheit von Leukocyten im Stande ist, die Entwicklung von Mikroorganismen an allen diesen Stellen hintanzuhalten, so greifen wir damit zunächst auf diejenige Eigenschaft dieser Gebilde zurück, welche wohl am wenigsten bestritten ist, nämlich auf ihre Bedeutung als Phagocyten.« Rubeli denkt sich auch, dass nicht nur die lebenden Leukocyten, sondern auch die zerstörten eine derartige Konservirungswirkung ausüben könnten.

In einer solchen Erklärung erblicke ich nur eine falsche Beruhigung, da sie ein Unbekanntes durch ein anderes Unbekanntes zu erklären sucht. Stimmt übrigens diese Theorie, auf den Menschen angewandt, mit unseren Erfahrungen überein? Sehen wir nicht vielmehr, dass die Tonsillen eben die Eingangspforte mehrerer Kontagien repräsentiren? Und dürfen wir überhaupt in der Phagocytose eine ausschließliche Konservirungserscheinung für den Organismus sehen?

Wenn ich mich nur auf die Resultate meiner Untersuchungen stütze, dann scheint mir Alles, was ich sagen kann, Folgendes zu sein: Wenn die Leukocyten in die Ösophagusdrüsen in großer Menge eindringen, wird die Funktion der letzteren wahrscheinlich beschränkt und das Resultat in so fern für den Organismus ungünstig, da die Drüsen in Folge dessen die Arbeit, wie sie sonst könnten, wohl nicht mehr zu leisten vermögen. Wo die Drüsen in größerer Anzahl vorkommen, wird doch die Wirkung kaum von größerer Bedeutung sein. Ob die Leukocyten ins Oberflächenepithel einwandern, wird kaum irgend einen Einfluss haben, sofern diese Einwanderung nicht in ausgedehntem Maßstabe stattfindet — ein Fall, den ich niemals zu Gesicht bekam. Was endlich die Tonsillenbildungen betrifft, so scheint die Einwanderung hier jedenfalls zu theilweiser Resorption und Rückbildung dieser rudimentären Drüsen zu führen (vgl. z. B. die bei Anas boschas gefundenen, nicht in deutlich erkennbarem Zusammenhange mit dem Oberflächenepithel stehenden, Epithelmassen). Dasselbe wird wahrscheinlich auch der Fall sein mit den bei Mergus an der Übergangsstelle in den Magen und im Epithel des letzteren sich befindenden Inseln von mehrschichtigem Epithel.

Diese Wirkung der Leukocyten lässt sich mit unseren sonstigen Erfahrungen über Rückbildungen von Drüsen und anderen Organen in Einklang bringen, Processe, die ihr schönstes Beispiel in der

Metamorphose der Insekten darbieten und in drei Phasen verlaufen: 1) Schwächung des Gewebes aus irgend einer Ursache, 2) darauf folgende und dadurch bedingte Einwanderung der Leukocyten, 3) Zerstörung des Gewebes durch das Überhandnehmen der Leukocyten.

B. Magen.

Historische Übersicht. LEYDIG (XVII, 1854) sagt in seiner Beschreibung des Drüsenmagens bei Anser domesticus: »Das Bindegewebe der äußeren Umhüllung, welches sich auch durch die Muskellage fortsetzt und sie dadurch in Bündel abtheilt, bildet jetzt nach innen von der Muskulatur das Gerüst der Drüsen« (p. 331). Die Tunica propria der einzelnen Drüsen ist die unmittelbare Fortsetzung dieser Bindegewebsscheide.

HASSE (XIII, 1865) beschreibt ähnliche Verhältnisse bei der Taube. Die Adventitia ist reich, die Propria arm an elastischen Fasern.

Nach GRIMM (XII, 1866) ist beim Huhn das Bindegewebe, welches die Drüsen und die zwischen diesen befindlichen Gefäße aufnimmt, im Drüsenmagen fein faserig und spärlich mit elastischen Fasern versehen. Im Muskelmagen bildet das lockere Bindegewebe große Maschen zwischen Schleim- und Muskelhaut.

KLEIN (XVI, 1871) beschreibt im Drüsenmagen beim Huhn, dass ein spärliches, lockeres, submucöses Gewebe zwischen dem Grunde der Drüsensäcke und der Muskelhaut liegt. Dies steht nach außen mit den Septa der Muskelbündel in Zusammenhang und dringt nach innen zwischen die einzelnen Drüsenpackete und in die Mucosa hinein.

CATTANEO (III, 1884) findet bei einigen Vögeln Noduli zwischen den Drüsen des Drüsenmagens. Im Muskelmagen bei Gallinula chloropus beschreibt er das Vorkommen von zahlreichen elastischen Fasern in dem Bindegewebe zwischen Drüsen- und Muskelschicht.

Die Muskelbündel des Muskelmagens werden nach POSTMA (XXVI, 1887) von Bindegewebe umgeben; dies steht nach außen mit Serosa, nach innen mit der dünnen Bindegewebsschicht, die sich unter den Drüsen befindet, in Verbindung.

OPPEL (XX, 1896) stellt im Muskelmagen vom Falken ein Stratum compactum dar. Dies scheint bindegewebiger Natur und besitzt spärliche Kerne, welche eine regelmäßige Anordnung zeigen. Diese Schicht, die eine gleichmäßige Dicke aufweist, liegt unter den Drüsen des Muskelmagens. OPPEL äußert sich über diese und ähnliche Schichten weiter so: »Ihre Bedeutung mag vielleicht darin liegen, dass sie (vielleicht elastischer Natur) die Wirkung der Muscularis mucosae zu ergänzen oder zu ersetzen vermögen.« Ob das Stratum compactum elastische Fasern enthält, lässt OPPEL als offene Frage stehen.

Eigene Untersuchungen.

Wie im Ösophagus, so kann man auch im Magen zwischen einem äußeren, einem intermuskulären und einem inneren Bindegewebe unterscheiden.

Während das äußere und intermuskuläre Bindegewebe des Drüsenmagens sich ganz wie das entsprechende im Ösophagus

verhält, so überspannt das innere Bindegewebe hier in Folge der Dicke der Schleimhaut einen größeren Raum und lässt sich wegen des Auftretens einer Muscularis mucosae in eine Submucosa und eine Tunica propria theilen.

Das submucöse Bindegewebe umgiebt die großen Drüsen, setzt sich in diese als dünne kapillartragende Scheidewände zwischen den einzelnen Tubuli fort, um gewöhnlich unter den Zellen der Centralhöhle und zwischen den Sammelröhren eine etwas stärkere Dicke zu erlangen. Nach unten treten seine Fasern in das intermuskuläre Bindegewebe und nach oben in die Tunica propria über.

Diese Submucosa ist sehr reich an elastischen Fasern, die um die großen Drüsen förmliche elastische Hüllen bilden. Man sieht an mit der Weigert'schen Färbung behandelten Tangentialschnitten der Drüsen, wie die elastischen Fasern, in mehreren Schichten liegend, sich nach allen Richtungen kreuzen und auch in die dünnen Wände der einzelnen Tubuli hineindringen. Wo die Drüsen auf der inneren Längsmuskelschicht ruhen, da strahlen die Fasern des intermuskulären Bindegewebes in diese Hülle hinein, die nach oben, wo die Drüsenwände gewöhnlich aus einander weichen, mehr locker wird, wobei die elastischen Fasern denselben Verlauf haben wie die Muscularis mucosae und in die Propria übergehen.

Die letztere, die den Raum zwischen den Ausführungsgängen der zusammengesetzten Drüsen ausfüllt und das Stroma der Schleimhautfalten bildet, ist im Gegensatz zu der Submucosa von mehr reticulärer Struktur und enthält nur selten elastische Fasern, weist aber zahlreiche Kapillaren auf, die nach den Spitzen der Falten emporsteigen. Sowohl in diesen Kapillaren, als auch freiliegend in dem Bindegewebe stößt man oft auf eosinophile Zellen. Diese dringen auch zwischen die Epithelzellen der Faltengipfel hinein. In Fig. 50 bemerkt man auf diese Weise, wie solche Zellen im Epithel eine Höhle verursacht und die Epithelzellen zur Seite gedrückt haben. Außer diesen polynukleären Zellen kommen auch mononukleäre, größere und kleinere Leukocyten im Bindegewebe frei vor. Oft sind diese zu größeren, diffusen Ansammlungen oder mehr begrenzten Noduli vereinigt, was besonders oft im Anfangstheile des Drüsenmagens der Fall ist, wo die im untersten Theile des Ösophagus vorkommenden, oben beschriebenen Leukocytenansammlungen sich in die Tunica propria des Magens fortsetzen können. Sonst kann man auch solchen Noduli um die Ausführungsgänge der großen Drüsen und um die angrenzenden Blindsäcke begegnen. Die Leukocyten, die

hier den besten Platz für ihre Ausbreitung vorfinden, wandern oft durch das Epithel der Ausführungsgänge und gelangen in dessen Lumen. Beim Huhn fand ich um einige solche Ausführungsgänge eine so bedeutende Ansammlung und Durchwanderung, dass eine Unterscheidung der Epithelgrenzen des Ganges sehr schwierig war.

In der Submucosa haben die Leukocyten nur beschränkte Raumverhältnisse für ihre Anhäufung, und in der That trifft man nur selten auf Noduli, die dann zwischen den Drüsen an den Stellen, wo ihre Wände aus einander treten, liegen.

Gewöhnlich sind diese Noduli durch die Hüllen der Drüsen scharf begrenzt. Nur einmal stieß ich beim Staar auf einen Nodulus, der sich durch diese Hülle in die Drüse hinein fortsetzte.

Das Bindegewebe, das unter den Zellen der Centralhöhle vorkommt und die Sammelkanälchen umgiebt, ist in seinem Bau dem der Tunica propria gleich.

Beim Bindegewebe des Muskelmagens knüpft sich das Hauptinteresse an das von OPPEL beschriebene Stratum compactum.

Die Betrachtung eines Querschnittes durch den Anfangstheil des Muskelmagens von Somateria mollissima (Fig. 63) zeigt uns unter den Drüsen eine Bindegewebsschicht mit polygonalen, eckigen Kernen und einer ziemlich homogenen Grundsubstanz. In dieser bemerkt man Muskelfasern, die hauptsächlich ringförmigen Verlauf haben. Durch die Anwendung der Elastinfärbung tritt in diesem Bindegewebe ein großer Reichthum an elastischen Fasern hervor, welche die Muskelbündel umspinnen und zwischen die Drüsen emporsteigen. Kommen wir von dieser Region nach derjenigen der Reibplatten (Fig. 59), so können wir keine Muskelfasern in dem direkt unter den Drüsen liegenden Bindegewebe mehr entdecken. Hier treffen wir die Drüsen in ein glasartiges homogenes Gewebe, das den Raum zwischen ihnen und der Ringmuskelschicht einnimmt, eingebettet. Dies Bindegewebe kann nur als ein elastisches bezeichnet und mit den elastischen Membranen der Arterien verglichen werden. Jedenfalls habe ich keine anderen Bildungen gesehen, die einen so gewaltigen Reichthum an elastischen Fasern aufwiesen. Diese verlaufen meistens in einer mit der Längsachse des Magens zusammenfallenden Richtung. Zwischen ihnen kommen Bündel vor, die senkrecht zur Oberfläche liegen und zwischen die Drüsen hinaufsteigen.

Welche Entwicklung dies Stratum compactum erreichen kann, darüber giebt Fig. 67 eine Vorstellung. Bei Larus fuscus ist so ein sehr großer Theil der Längsfalten des Muskelmagens aus ihm

gebildet. Auch die Schleimhaut selbst wird von demselben Gewebe, in welchem die Drüsen eingebettet liegen, zusammengesetzt (Fig. 68). Gefäße kommen hier nur in geringerer Zahl vor.

Nach außen setzt sich das elastische Gewebe zwischen die Muskelbündel fort und diese liegen, ganz wie die Drüsen, in demselben eingelagert.

Die Entwicklung dieses Gewebes im Muskelmagen steht natürlich in direktem Zusammenhange mit dessen Funktion. Bedenken wir, dass die Drüsen hier zwischen einer harten Sekretschicht (innen) und einer außerordentlich entwickelten Muskelschicht (außen) gelegen sind und zwischen diesen gepresst werden, so müssen wir wohl annehmen, dass diesem elastischen Gewebe die Rolle zukommt, das Umknicken der Drüsen zu verhindern und gleichsam als federndes Polster zu dienen, und dass der Theil dieses Gewebes, der zwischen den Muskelbündeln liegt und dieselben wie eine Mörtelschicht umkleidet, die Aufgabe hat, eine große Konsolidirung derselben zu Stande zu bringen.

Was das äußere Bindegewebe des Muskelmagens betrifft, bildet dies, wie bekannt, bei vielen Vögeln den sogenannten Sehnenspiegel, der aus einem derben, fibrösen, sehnigen Gewebe besteht.

III. Die Muskulatur.

Historische Übersicht.

A. Ösophagus.

Nach Kahlbaum (XV, 1854) besteht die Muscularis aus einer inneren Längsschicht und einer äußeren Querschicht. Bei Gallina findet sich noch eine äußere Längsschicht.

Leydig (XVII, 1854) beschreibt bei Tetrao urogallus zwei glatte Muskelschichten, wovon die äußere aus Längs-, die innere aus Ringmuskeln besteht. In der Bindesubstanz der Schleimhaut verlaufen nach der Länge des Ösophagus Züge glatter Muskeln. — In seiner Histologie (XVIII, 1857) hat Leydig einen Durchschnitt des Schlundes von Ardea cinerea abgebildet (Fig. 168, p. 313). Die Muskelhaut besteht hier aus zwei Schichten, einer inneren Längs- und einer äußeren Ringmuskelschicht.

Hasse (XIII, 1865) findet bei der Taube eine äußere Ring- und eine innere Längsmuskelschicht. Während er so den Verlauf der Muskelschichten richtig beschreibt, stimmen seine Figg. 1 und 2 nicht zu einander, indem die Ringmuskelschicht in Fig. 2 sich nach der Tafelerklärung innerhalb der Längsmuskelschicht befindet, was wohl so zu erklären ist, dass der Verfasser nicht einen Querschnitt, wie es angegeben wird, sondern einen Längsschnitt durch die Wand vor sich gehabt hat[1].

[1] Diese Figuren sind von Gadow (IX, Pl. XXXV, Fig. 52 und 53) mit der Korrektur aufgenommen, dass die Längsmuskelschicht an beiden nach außen,

Grimm (XII, 1866) beschreibt beim Huhn eine äußere, dünne Längsschicht und eine innere, dickere Ringschicht. Die Schleimhaut enthält noch eine Schicht von der Länge nach verlaufenden Muskelfasern. In der Muskelhaut des Fischadlers liegt die Schicht von Ringfasern nach außen, die aus longitudinalen Fasern gebildete nach innen.

Klein (XVI, 1871) beschreibt beim Huhn, wie Grimm, eine Muscularis externa aus zwei Schichten, einer äußeren Längs- und einer inneren Ringschicht, bestehend. Dazu kommt die Muscularis mucosae, welche außerhalb der Drüsen eine zusammenhängende, aus längsverlaufenden Muskelfasern bestehende Schicht bildet.

Postma (XXVI, 1887) beschreibt bei Larus argentatus, Taube, Alcedo ispida, Cypselus apus, Nucifraga caryocatactes und Turdus merula zwei Muskelschichten, und zwar nach innen eine Längsschicht und nach außen eine Ringschicht.

Nach Rubeli (XXIX, 1890) besteht die Muskulatur beim Huhn und der Taube (diese werden vom Verfasser gemeinsam behandelt) aus zwei Schichten. »Außen findet sich im Gegensatz zu den Säugern eine Ring-, und innen die Längsfaserschicht« (p. 46). Und weiter (p. 47): »Die Schleimhaut ist nicht besonders dick und besitzt eine verhältnismäßig starke Muscularis mucosae.« An seiner Fig. 7, Taf. II (Taube) befindet sich »ein Theil von der äußeren Muskelschicht«, in »Submucosa« liegend. Nach seiner Fig. 6, Taf. II (Huhn) scheint die auf »Submucosa« folgende Muskelschicht eine Ringschicht zu sein, was nicht mit dem Texte (siehe oben) stimmt.

Gadow (IX, 1891) kennt, wie es scheint, nur zwei Muskelschichten. Er sagt (p. 670): »Es ist bemerkenswerth, dass bei Vögeln und Reptilien die Querschicht aus Muskelfasern nach außen, die Längsschicht nach innen liegt, während bei den Säugethieren das Umgekehrte der Fall ist.«

Nach Vogt und Yung (XXXII, 1889—1894) wird bei der Taube die Muskelhaut aus einer inneren Längs- und einer äußeren Ringschicht gebildet.

Barthels (I, 1895) giebt genaue Angaben über die Mächtigkeit der Muskelschichten bei mehreren Vögeln. Eine äußere Längsschicht beschreibt er beim Huhn, Phasianus colchicus, Tetrao tetrix, Dromaeus Novae Hollandiae, Phalacrocorax carbo und Sula bassana.

B. Magen.

Drüsenmagen.

Zwei Muskelschichten, eine innere Längs- und eine äußere Ringschicht beschreiben:

Leydig (XVII, 1854) für Anser domesticus,
Hasse (XIII, 1865) für Taube,
Hasse (XIV, 1866) für Huhn,
Grimm (XII, 1866) für Haliaetus albicilla;
Cattaneo[1] (III, 1884) für alle von ihm untersuchten Vögel.

---

die Ringmuskelschicht nach innen gekommen ist, was wieder nicht mit dem Texte p. 670 stimmt.

[1] Cattaneo nennt die innere Schicht Muscularis mucosae. Dass die zwei Schichten eine verschiedene Faserrichtung haben, hat Cattaneo nicht gesehen (cf. seine Figg. 1 und 2, Taf. VI, Fig. 2, Taf. VII, Figg. 3 und 4, Taf. VIII).

Drei Muskelschichten, eine innere Längs-, eine Ring- und eine äußere Längsschicht beschreiben:

GRIMM (XII, 1866) für Huhn,
KLEIN (XVI, 1871) für Huhn,
CAZIN (IV, 1887) für Huhn,
POSTMA (XXVI, 1887) für die von ihm untersuchten sechs Arten,
VOGT und YUNG (XXXII, 1889—1894) für Taube,
BARTHELS (I, 1895) für Huhn,
OPPEL (XX, XXII, 1896) für Huhn, Taube, Kanarienvogel, Falken.

CAZIN[1] (IV, 1887) beschreibt noch eine Muscularis mucosae im Drüsenmagen. Diese wird durch Muskelbündel gebildet, welche bald zerstreut sind, bald eine dickere Schicht bilden und nicht zwischen den zusammengesetzten Drüsen und der Muskelschicht liegen, sondern innerhalb der Drüsen. Also liegen die zusammengesetzten Drüsen in der Submucosa. Bisweilen findet man zwischen den zusammengesetzten Drüsen Muskelbündel, welche eine Fortsetzung der Muscularis mucosae zu bilden scheinen und die Drüsen als eine ziemlich lockere kontraktile Hülle umgeben.

OPPEL (XX, XXII, 1896) erkennt auch diese Schicht als eine Muscularis mucosae an.

Muskelmagen. Die sparsamen Angaben über die Muskulatur des Muskelmagens betreffend, so stimmen die meisten Untersucher darin überein, dass diese aus einer mächtigen Ringschicht und einer inneren Längsschicht besteht, indem die äußere Längsschicht des Drüsenmagens beim Übergange in den Muskelmagen schwindet.

LEYDIG (XVII, 1854) beschreibt die Muskelfasern des Muskelmagens bei Columba als eine Übergangsstufe zu den quergestreiften darstellend. Die kontraktile Substanz der Fasern ist nicht rein homogen, sondern zerfällt in quere Stückchen (XVIII, 1857).

Nach HASSE (XIV, 1866) beruhen solche Bilder »auf einer Täuschung, die ihren Grund darin hat, dass der Schnitt durch die dicke Ringfaserschicht eine Anzahl von Bündeln oder Fasern in schräger Richtung trifft« (p. 9).

GRIMM (XII, 1866), POSTMA (XXVI, 1887) und CAZIN (IV, 1887) schließen sich HASSE an gegen LEYDIG.

Nach CAZIN beschreibt CATTANEO in einer Arbeit von 1883, die mir nicht zugänglich war, die Muskelfasern bei Ardea, Larus und Gecinus als nicht homogen, sondern in neben einander liegende Segmente getheilt.

Eigene Untersuchungen.

Der gegebenen Übersicht füge ich meine eigenen Untersuchungen in Form einer Tabelle hinzu. Ich hebe hervor, dass die unten angeführten Zahlen natürlich nur von relativem Werthe sind, sie wechseln nach Individuum und Lokalität.

---

[1] Wenn OPPEL (XX, XXII) CATTANEO die Priorität einräumt, diese Muscularis mucosae entdeckt zu haben, kann ich ihm darin nicht beipflichten. In CATTANEO's Arbeit (III) habe ich keine Erwähnung von dieser Schicht gefunden, weder im Texte noch in den Tafeln. Vielleicht hat aber KLEIN (XVI, 1871, p. 397) diese schon gesehen.

Species	Ösophagus				Drüsenmagen			
	Dicke der Längsmuskelschicht		der Ringmuskelschicht	der äußeren Längsmuskelschicht	der inneren Längsmuskelschicht		der Ringmuskelschicht	der äußeren Längsmuskelschicht
	in den Falten	zwischen den Falten			unter den Drüsen	zwischen den Drüsen		
Larus canus	0,321 mm	0,140 mm	0,428 mm	Fehlt	0,043 mm	0,064 mm	0,470 mm	0,032 mm
Larus fuscus	0,482 -	0,214 -	0,528 -	-	0,064 -	0,150 -	0,589 -	0,043 -
Sterna arctica[1]	0,140 -	0,107 -	0,171 -	-	0,043 -	0,054 -	0,193 -	0,016 -
Uria grylle	0,482 -	0,118 -	0,321 -	-	0,043 -	0,075 -	0,321 -	0,064 -
Colymbus arcticus	0,268 -	0,214 -	0,800 -	-	0,032 -	0,107 -	0,268 -	0,016 -
Colymbus septentrionalis	0,175 -	0,086 -	0,528 -	-	0,043 -	0,054 -	0,235 -	0,054 -
Podiceps auritus	0,171 -	0,086 -	0,225 -	-	0,107 -	0,161 -	0,600 -	0,054 -
Anas Penelope	0,118 -	0,025 -	0,540 -	-	0,032 -	0,054 -	0,208 -	0,011 -
Anas crecca	0,118 -	0,054 -	0,193 -	-	0,032 -	0,050 -	0,235 -	0,006 -
Anas boschas[1]	0,154 -	0,075 -	0,342 -	-	0,032 -	0,075 -	0,268 -	0,021 -
Somateria mollissima[1]	0,252 -	0,107 -	0,332 -	-	0,011 -	0,043 -	0,193 -	0,016 -
Mergus serrator[1]	0,040 -	0,021 -	0,054 -	-	0,021 -	0,037 -	0,064 -	0,016 -
Haematopus ostrilegus	0,096 -	0,054 -	0,193 -	-	0,016 -	0,139 -	0,182 -	0,011 -
Totanus calidris	0,193 -	0,160 -	0,214 -	-	0,043 -	0,054 -	0,214 -	Fehlt
Charadrius apricarius	0,096 -	0,064 -	0,107 -	-	0,021 -	0,086 -	0,117 -	Einzelne Bündel
Tringa maritima	0,107 -	0,064 -	0,096 -	-	0,021 -	0,054 -	0,085 -	Einzelne Bündel
Tringa minuta	0,107 -	0,054 -	0,107 -	-	0,021 -	0,037 -	0,096 -	Einzelne Bündel
Sturnus vulgaris	0,268 -	0,096 -	0,321 -	-	0,021 -	0,107 -	0,203 -	Einzelne Bündel
Turdus pilaris	0,214 -	0,118 -	0,203 -	-	0,043 -	0,098 -	0,118 -	Einzelne Bündel
Turdus iliacus	0,151 -	0,054 -	0,107 -	-	0,021 -	0,097 -	0,107 -	Einzelne Bündel
Passer domesticus	0,118 -	0,075 -	0,107 -	-	0,032 -	0,075 -	0,084 -	Einzelne Bündel
Hirundo rustica	0,054 -	0,032 -	0,086 -	-	0,053 -	0,075 -	0,117 -	0,011 mm
Corvus cornix	0,278 -	0,161 -	0,268 -	-	0,118 -	0,200 -	0,321 -	0,011 -
Pica caudata	0,214 -	0,086 -	0,171 -	-	0,043 -	0,096 -	0,128 -	Einzelne Bündel
Gallus domesticus	Eingefaltet 0,107 -	0,107 -	0,480 -	0,118 mm	0,075 -	0,363 -	0,492 -	0,064 mm
Lagopus subalpinus[1]	Eingefaltet 0,025 -	0,025 -	0,107 -	0,032 -	0,011 -	0,043 -	0,054 -	0,011 -

[1] Junge Thiere.

Ich habe die Mitte des Ösophagus und die Mitte des Drüsenmagens für meine Messungen gewählt.

Bei allen Vögeln meines Materials wird die Muscularis des Ösophagus, mit Ausnahme der zwei Galliden (Gallus domesticus und Lagopus subalpinus), aus zwei Schichten, einer äußeren Ringschicht und einer inneren Längsschicht, gebildet.

Von diesen beiden ist die Ringschicht die mächtigere und übertrifft die Längsschicht — ich sehe hier von den Faltenleisten derselben ab — bis ins Vielfache (z. B. bei Anas Penelope). Die zwei Muskelschichten liegen einander dicht an, und das Bindegewebe, das sie trennt, ist selten von größerer Dicke, als dasjenige, welches uns zwischen den einzelnen Muskelbündeln der Ringschicht entgegentritt. Letztere bildet in den Falten der Ösophaguswand keine Verdickung, dagegen erhebt sich hier fast konstant die Längsmuskelschicht in, den Falten entsprechenden, Leisten, die an Querschnitten als kegel- oder pyramidenförmige Vorsprünge in diesen zu Tage treten, so dass der Abstand zwischen dem Gipfel und der Basis dieses Kegels oft ganz erheblich die Dicke der Schicht zwischen den Falten übertrifft (vgl. Uria grylle). Auch in den Falten liegt die Längsschicht der Ringschicht dicht an. Man kann also nicht sagen, dass die Längsschicht den Windungen der Schleimhautfaltung folgt.

Bei den zwei Galliden begegnen wir im Gegensatz zu den übrigen, die wir betrachtet haben, drei Muskelschichten im Ösophagus, indem sich noch eine äußere Längsschicht der Ringschicht außen anschließt. Während diese äußere Längsschicht der Ringschicht dicht anliegt, so sitzt die innere nur in den Einbuchtungen der Schleimhaut zwischen den Falten der Ringschicht direkt auf, oder ist von dieser durch eine dünne Bindegewebslage getrennt, in den Falten selbst aber entfernt sie sich, der Gestalt der Falten entsprechend, weiter von der Ringschicht, wobei, wie an Querschnitten ersichtlich (Fig. 31), dadurch zwischen ihr und der Ringschicht an diesen Stellen ein kegelförmiger Raum, von Bindegewebe ausgefüllt, entsteht. In der Kropftasche, wo die Falten nur niedrig sind, liegt beim Huhn die innere Längsschicht der Ringschicht dicht an und treten auch einige ringsverlaufende Fasern zwischen den längsgerichteten Bündeln der ersteren auf.

Diese innere Längsschicht besitzt eine Mächtigkeit, die bald der der äußeren ungefähr gleichkommt, bald, z. B. im Kropfe, bedeutend hinter derselben zurücksteht.

Wenn wir die Dicke der inneren Längsschicht derjenigen Vögel,

die auch eine äußere Längsschicht besitzen, mit der Mächtigkeit der Längsschicht bei denjenigen Vögeln vergleichen, die nur eine längsverlaufende Schicht haben, wobei die Ringschicht aber dieselbe Dicke aufweist, wie bei den ersteren, dann sehen wir, dass diese innere Längsschicht bei den ersten Arten dünner ist und dass erst die zwei Längsschichten zusammen die Mächtigkeit der einen Längsschicht der letzten Arten erreichen. Vgl. z. B. in der Tabelle die Verhältnisse bei Tringa minuta und Lagopus subalpinus; diese haben beide eine 0,107 mm dicke Ringschicht. Die Mächtigkeit der Längsschicht der ersteren aber beträgt 0,054 mm, während die innere Längsschicht der letzteren 0,025 mm und die äußere 0,032 mm dick sind, also zusammengelegt ungefähr dieselbe Dicke wie die einzige Längsschicht bei Tringa besitzen.

Verfolgen wir nun vom Ösophagus aus den Lauf der Muskelschichten nach dem Drüsenmagen zu, so zeigt sich uns, dass bei den Arten, bei welchen die Muscularis schon im Ösophagus aus drei Schichten gebildet wird, sich diese direkt auf den Drüsenmagen fortsetzen und hier eine unter den großen Magendrüsen sich befindende Muskelhaut mit dicht auf einander liegenden Schichten bilden.

Kommt jedoch die Muscularis im Ösophagus zweischichtig vor, so sind die Verhältnisse anders geartet.

Bei einem Theile dieser Vögel, z. B. allen von mir untersuchten Schwimmvögeln, bemerkt man im untersten Theile des Ösophagus oder gleich im Anfange des Drüsenmagens eine Abspaltung einiger Muskelbündel von der Ringschicht. Diese Bündel haben erst einen schrägen Verlauf (Fig. 33), dann legen sie sich aber zu einer der äußeren Wand folgenden, zusammenhängenden Längsmuskelschicht zusammen. Die Mächtigkeit, die diese Schicht erreicht, ist, wie man aus der Tabelle ersehen kann, etwas verschieden, gewöhnlich steht sie hinter derjenigen der inneren Längsschicht bedeutend zurück und ist nur eine geringe.

Bei einer Reihe anderer Vögel (Repräsentanten der Limicolae, Passeridae, Coraciidae) erweist sich dem Untersucher an Längsschnitten durch den Drüsenmagen dessen Muscularis oft nur aus zwei Schichten bestehend, wie im Ösophagus und keine äußere Längsschicht ist an diesen zu erblicken. An anderen Schnitten bemerkt man jedoch in dem Bindegewebe, das der Ringmuskelschicht nach außen zu aufliegt, längsverlaufende Muskelfasern. Diese verschiedenen Resultate haben, wie Querschnitte lehren, darin ihre Ursache, dass die äußere Längsmuskulatur hier nicht eine zusammenhängende

Schicht bildet, sondern aus im Bindegewebe isolirt verlaufenden Muskelbündeln besteht.

Während bei Corvus cornix die äußere Längsmuskulatur als eine zusammenhängende, durchschnittlich 0,011 mm dicke Schicht auftritt, so besteht sie bei Pica caudata aus einzelnen, isolirten Bündeln, die in der Mitte des Drüsenmagens eine zwischen 0,006 und 0,012 mm schwankende Dicke und eine zwischen 0,030 und 0,085 mm wechselnde Breite besitzen. Bei anderen Vögeln, z. B. Tringa maritima und minuta und Sturnus, erreichen diese Bündel oft nur die Hälfte dieser Breite, so dass deren Zwischenräume größer werden. Sie sind im Anfangstheile des Drüsenmagens, wo sie sich von der Ringschicht, ganz wie es früher bei den anderen Vögeln beschrieben ist, loslösen, am deutlichsten zu erkennen. Nach dem Muskelmagen zu werden sie dünner und ihr gegenseitiger Abstand wird größer. Nur bei Totanus calidris vermisste ich die äußere Längsmuskelschicht vollständig.

Man hat also im Verhalten der äußeren Längsmuskulatur folgende Variationen:

1) sie bildet im ganzen Ösophagus und Drüsenmagen eine deutliche Schicht (Gallidae);

2) sie tritt erst im unteren Theile des Ösophagus oder Anfangstheile des Drüsenmagens auf und macht eine zusammenhängende Schicht von geringer Mächtigkeit im Drüsenmagen aus (Anatidae, Alcidae, Colymbo-Podicipidae u. m.);

3) sie bildet im Drüsenmagen keine zusammenhängende Schicht, sondern tritt als aus isolirten Bündeln bestehend auf, welche wegen ihrer Kleinheit oft nur schwer zu entdecken sind (einige Passeridae, Coraciidae, Limicolae);

4) jede Spur einer äußeren Längsmuskulatur fehlt beim Vorderdarme (Totanus calidris).

Was die zwei anderen Muskelschichten im Drüsenmagen betrifft, so verläuft die Ringmuskelschicht gewöhnlich bei sich gleichbleibender Dicke durch den ganzen Drüsenmagen hindurch. Wo der Ösophagus in den Magen übergeht, verdickt sich bei einigen Vögeln, z. B. Laridae und Colymbidae, die Ringschicht hier bedeutend, um wieder im Drüsenmagen abzunehmen.

Die innere Längsmuskelschicht, die unmittelbar unter den Drüsen liegt, umgiebt bei einigen Vögeln, z. B. Sturnus, Turdus, Huhn u. a. m., die großen Drüsen schalenförmig, bei anderen zeigt diese Schicht unter den Drüsen nur leichte Eindrücke. An Schnitten, die senkrecht zur

inneren Oberfläche gelegt sind, kann man in ersterem Falle an dieser Schicht zapfenförmige zwischen die Drüsen in der Höhe emporragende Verdickungen erblicken (vgl. die Tabelle).

Wo die innere Wand des Magens hohe Längsfalten bildet, z. B. bei Laridae, Alcidae und Colymbidae, da schiebt sich die innere Längsschicht leistenförmig in diese hinein, ganz wie in die Falten des Ösophagus. Diesen Längsfalten entsprechend ist sowohl die Ringschicht als auch die äußere Längsschicht verdickt; so finde ich z. B. an einem Querschnitte durch den unteren Theil des Drüsenmagens bei Larus fuscus die Dicke der Schichten

	zwischen den Falten	in den Falten
innere Längsschicht	0,107 mm	1,712 mm
Ringschicht	0,749 »	1,498 »
äußere Längsschicht	0,054 »	0,128 »

Zwischen innerer Längsschicht und Ringschicht verlaufen dann größere Gefäße.

Im Drüsenmagen treffen wir auch eine Muscularis mucosae, die zwischen dem Oberflächenepithel und den zusammengesetzten Drüsen verläuft.

Die Hauptmasse dieser Muskelfasern liegt in einer zur Oberfläche des Magens parallel laufenden Ebene. Die einzelnen Fasern kreuzen sich nach allen Richtungen und verlaufen oft kreisbogenförmig in koncentrischer Anordnung um die Ausführungsgänge der zusammengesetzten Drüsen. Aus dieser Ebene, in welcher die Fasern eine mehr oder weniger dichte Schicht bilden, steigen einzelne Züge in die Falten hinauf, über die Mitte derselben hinaus habe ich sie aber nicht verfolgen können. Wie Cazin beschreibt, kann man auch in einzelnen Fällen, wo die zusammengesetzten Drüsen nicht dicht an einander liegen, sondern durch dickere Bindegewebswände getrennt sind, Muskelbündel bemerken, die sich aus der horizontal gelegenen Schicht loslösen und zwischen den Drüsen verlaufen, z. B. bei Podiceps. Eigentliche kontraktile Hüllen um die Drüsen habe ich jedoch nie beobachtet. Diese Muskelbündel haben mehr den Charakter einzelner Züge.

Die Muscularis mucosae variirt in ihren Verhältnissen ziemlich bei den verschiedenen Arten, und die Stelle, an welcher sie zuerst auftritt, ist auch eine wechselnde. Bei Uria grylle finde ich so schon in dem untersten Theile des Ösophagus einzelne längsverlaufende Muskelfasern unter den Drüsen liegend, deren Zahl nach dem Drüsenmagen hin zunimmt, um in dessen Muscularis mucosae über-

zugehen. Das Verhältnis zwischen der inneren Längsschicht und der Muscularis mucosae gestaltet sich auch verschieden. Einen konstanten Zusammenhang am Anfangstheile des Drüsenmagens zwischen diesen beiden, so dass man sagen könnte, die innere Längsmuskelschicht spalte sich hier in zwei Schichten, eine über und eine unter den zusammengesetzten Drüsen liegende, habe ich nicht feststellen können. Bei den meisten Vögeln war überhaupt gar keine solche Verbindung wahrzunehmen, bei anderen, z. B. Lagopus und Anas boschas, habe ich an dieser Lokalität einzelne Bündel sich von der Längsmuskelschicht ausscheiden und schräg aufwärts sich in die Muscularis mucosae verlierend emporsteigen gesehen. Eben so bemerkte ich bei einem Huhn in der Mitte des Drüsenmagens ein ziemlich dickes Bündel, das sich durch mehrere Schnitte verfolgen ließ und von der inneren Längsmuskelschicht nach aufwärts zwischen zwei zusammengesetzte Drüsen aufstieg, ohne jedoch in Verbindung mit der Muscularis mucosae zu treten.

Der Verlauf der Muskelschichten im Muskelmagen ist, wie bekannt, ziemlich komplicirt und eignet sich wenig für eine histologische Untersuchung. Was ich darüber mittheilen kann, ist desshalb sehr wenig.

Bei einer Betrachtung eines Längsschnittes durch den letzten Theil des Drüsenmagens und den Anfangstheil des Muskelmagens von z. B. Somateria mollissima kann man deutlich, die Muskelschichten betreffend, nachweisen, dass die äußere Längsschicht sich bald in die Ringschicht, die sich im Muskelmagen rasch verdickt, verliert und in das dieser Schicht aufliegende, straffe Bindegewebe allmählich übergeht. Die innere Längsschicht lässt sich aber noch weiter in den Muskelmagen hinein nachweisen.

An der Übergangsstelle rückt die Schleimhaut näher an die Muscularis heran, da die großen Drüsen verschwinden, und macht man hier auch die Wahrnehmung, dass Bündel von der Muscularis mucosae sich der inneren Längsschicht anlegen und zwischen ihre Fasern eintreten. In dieser Region begegnet man solchen auch zwischen den Fasern der Längsschicht und zwar mit Ringverlauf (vgl. Figg. 61 und 62) und einzelnen Fasern, die perpendiculär nach oben zwischen die Endstücke der Drüsen emporsteigen. Bei Somateria waren schon im Endtheile des Drüsenmagens unter den zusammengesetzten Drüsen einzelne ringverlaufende Bündel zu bemerken, und im Anfangstheile des Muskelmagens bildeten diese eine zusammenhängende, über der inneren Längsschicht liegende Schicht (Fig. 63), von dieser

durch das elastische Bindegewebe getrennt. Diese ringverlaufende, dünne Schicht kann man hier als eine Muscularis mucosae auffassen.

Nach der Reibplattenregion zu verlieren sich sowohl die Muscularis mucosae als auch die Längsschicht, die in der Ringmuskulatur derselben aufgeht.

Die Anordnung dieser Muskulatur, wie sie an einem Querschnitte durch die Mitte der Reibplatten bei einer Ente hervortritt, ist aus Fig. 59, die keine weitere Beschreibung nöthig macht, klar ersichtbar. Von dem Verhalten der einzelnen Muskelbündel wird später die Rede sein.

Während so in dieser Region der Verlauf der Ringmuskelschicht an Schnitten leicht zu verfolgen ist, wird dies schwieriger da, wo die Reibplatten beginnen, und wo diese Schicht zur Achse des Lumens nicht senkrecht verläuft, sondern mit ihr alle möglichen Winkel bildet, indem ihre Bündel vom Sehnenspiegel ausgehend fächerförmig ausstrahlen, wie man es schon an makroskopischen Präparaten unterscheiden kann.

Der Unterschied zwischen der Lage der Muskelschichten der Vögel, besonders im Ösophagus und der bei den Säugern ist, wie es auch mehreren früheren Untersuchern auffiel, der, dass bei den meisten Vögeln die Ringschicht nach außen, die Längsschicht nach innen zu gelegen ist. Eine Erklärung dieser Verhältnisse hat erst Oppel zu geben versucht.

Oppel's Auffassung, wie er sie (in XX, 1896; XXII, 1896; XXIV, 1898) vorlegt, ist im Ganzen folgende:

Bei einer Reihe von Vögeln (Gallidae, Phalacrocorax, Sula und mehreren) kommen im Ösophagus drei Muskelschichten vor, nämlich eine äußere Längsschicht, eine Ringschicht und eine innere Längsschicht, im Drüsenmagen bei den meisten Vögeln dieselben drei Schichten und noch eine dünne Muskelschicht zwischen der Oberfläche der Schleimhaut und den zusammengesetzten Drüsen. Von diesen Schichten stellt die äußere Längsschicht mit der Ringschicht die eigentliche Muscularis dar und entspricht der Muscularis im Vorderdarm anderer Vertebraten. Die innere Längsschicht ist aber als eine Muscularis mucosae anzusehen. Im Drüsenmagen erhält man also nach dieser Anschauung eine doppelte Muscularis mucosae, und zwar eine tiefe unter den Drüsen und eine hohe über denselben liegende Schicht. Bei allen Vögeln ist im Drüsenmagen die Submucosa fast vollständig verschwunden, im Ösophagus finden wir sie bei den Vögeln, die drei Muskelschichten besitzen; bei welchen die

äußere Längsmuskelschicht rückgebildet ist, da ist auch hier bei der Submucosa eine Rückbildung eingetreten, und die Muscularis mucosae liegt der Ringschicht unmittelbar auf.

In ihren Grundzügen deckt sich wohl die Auffassung OPPEL's von den Muskelschichten mit der meinigen. Wenn ich dennoch seine Nomenklatur nicht aufzunehmen gewagt habe, so haben mich Gründe, die ich im Folgenden zu rechtfertigen versuchen werde, dazu bewogen.

Fassen wir einen Schnitt durch den Ösophagus eines Vogels mit zwei Muskelschichten, z. B. Totanus calidris (Fig. 18) ins Auge, bei welchem die Längsmuskelschicht (*lms*) mächtig entwickelt, der Ringmuskelschicht (*rms*) direkt aufliegend auftritt, dann wäre es, wenn wir nur auf die vorliegenden Verhältnisse Rücksicht nehmen, unnatürlich und mit dem, was wir gewöhnlich unter einer Muscularis mucosae verstehen nicht übereinstimmend, diese Schicht als eine solche zu bezeichnen, und eben so was den Drüsenmagen betrifft, wenn wir, wie oben erwähnt, bei Larus fuscus die Längsschicht in den Falten beinahe 2 mm dick und den größten Theil derselben einnehmend vorfinden.

Folgen wir aber der Nomenklatur von OPPEL, dann bedienen wir uns einer phylogenetischen Nomenklatur. Wir setzen voraus, dass die Längsmuskelschicht des Ösophagus früher als eine dünnere Schicht, von der Ringschicht durch eine Submucosa getrennt, den Falten der Schleimhaut gefolgt ist, ferner, dass diese Rückbildung der Submucosa und Zunahme der Längsschicht mit einer Rückbildung einer früher existirenden äußeren Längsmuskelschicht Hand in Hand gegangen ist, mit anderen Worten, dass die Verhältnisse, die wir beim Huhn und einigen anderen Vögeln in der Anordnung der Muskelschichten finden, gegenüber den z. B. bei Totanus vorkommenden als die ursprünglicheren zu betrachten sind.

Wir haben im Folgenden diese Auffassung zu prüfen und die Frage zu beantworten zu versuchen: Wie ist bei den verschiedenen Vögeln die abweichende Anordnung der Muskelschichten zu Stande gekommen?

Aus früher erwähnten Gründen können wir bei den Cheloniern auf Erscheinungen, die auf den richtigen Auslegungsweg führen können, zu stoßen hoffen.

Bei Emys, die in mehreren Beziehungen, was den Darmkanal betrifft, als ein Repräsentant eines primitiveren Stadiums angesehen werden kann, sind die Verhältnisse folgendermaßen geartet: Der ganze Ösophagus und Magen besitzt eine gut entwickelte Ringmus-

kelschicht. Von dieser Schicht sehen wir im unteren Theile des Ösophagus sich Muskelbündel abspalten, welche sich dieser auflegen und eine deutliche Längsschicht bilden, die sich auf den Magen fortsetzt. Kurz oberhalb des Magenanfangs nimmt das innere Bindegewebe wegen der Ausbildung der Magendrüsen an Dicke stark zu, wobei man in demselben Muskelfasern wahrnehmen kann, die der Ringschicht etwas näher liegen als dem Schleimhautepithel. Beim Beginne des Magens nehmen diese Muskelbündel an Zahl zu und bilden eine Muscularis mucosae, deren Hauptmasse Längsverlauf hat. Diese Schicht liegt unter den Fundusdrüsen, von der Ringschicht durch ein Bindegewebe, das als Submucosa zu bezeichnen ist, geschieden.

Aus Verhältnissen, die den beschriebenen ähnlich waren, wobei aber die Längsmuskelschicht im Ösophagus nicht eine so große Ausbreitung besaß, haben sich die, welche wir bei den Vögeln finden, wahrscheinlich entwickelt.

Fassen wir nun die Gebilde, wie sie z. B. beim Huhn auftreten, ins Auge, so müssen wir annehmen, dass die außerhalb der Ringmuskelschicht liegende Längsschicht vom Magen sich über den ganzen Ösophagus, auch den oberen Theil desselben, ausgebreitet hat, und dass weiter die bei Emys am Übergangstheile zum Magen sich befindende Muscularis mucosae an Dicke und Verbreiterung nach oben hin zugenommen hat, und dass die hier im Magen liegende Muscularis mucosae durch die starke Größezunahme der Fundusdrüsen bis zur Ringmuskelschicht herausrückte, während das submucöse Bindegewebe ganz zurückgebildet wurde, und ferner, dass wegen der großen Zunahme der Mucosa und in Folge des Vorgedrängtwerdens der ursprünglichen Muscularis mucosae sich eine andere über den zusammengesetzten Drüsen entwickelte. Ob diese letztere aus dem Bindegewebe neu entstanden oder aus einer Abspaltung von der Längsmuskelschicht hervorgegangen ist, lasse ich unbeantwortet. Dass bei einigen Vögeln einzelne Fasern von der Längsschicht am Anfange des Drüsenmagens in die Muscularis mucosae übertreten, wie ich als ein inkonstant vorkommendes Verhältnis bemerkt habe, darf ich nicht als einen entschiedenen Beweis für die letztere Auffassung ansehen, da es sich hier ja eben so gut um eine sekundäre Verbindung handeln könnte.

Wie haben nun die Verhältnisse sich entwickelt bei den Vögeln, die keine äußere Längsmuskelschicht im Ösophagus besitzen, bei denen aber die innerhalb der Ringschicht liegende Längsschicht eine bedeutende Ausbildung erlangt hat und, statt den Faltungen der

Schleimhaut zu folgen, der Ringschicht dicht anliegt, und bei welchen die äußere Längsschicht im Drüsenmagen nur wenig oder gar nicht zur Entwicklung gekommen ist?

Das Verhältnis kann Anfangs, wie oben für das Huhn angenommen, entstanden sein. Die Vorfahren dieser Vögel hätten dann auch im Ösophagus drei Muskelschichten, wovon die innerste eine Muscularis mucosae repräsentirte, besessen. Der weitere Entwicklungsgang wäre der, dass die äußere Längsmuskelschicht sich wieder zurückgebildet hätte, um zuletzt ganz aus dem Ösophagus zu verschwinden, und dass die Muscularis mucosae desswegen, kompensatorisch an Mächtigkeit zunehmend, bis zur Ringschicht vorgerückt wäre (oder vice versa: die Muscularis mucosae hätte an Dicke zugenommen und die äußere Längsschicht sich darum als überflüssig zurückgebildet).

Für eine solche Auffassung könnte das Verhalten der äußeren Längsmuskelschicht im Magen bei diesen Vögeln sprechen. Bei allen scheint diese Schicht aus dem Muskelmagen verschwunden zu sein, bei einigen tritt sie noch im Drüsenmagen als eine deutliche Schicht auf, und so sind alle Übergänge vorhanden zwischen Vorkommen und gänzlichem Fehlen der Längsschicht. Am Ösophagus sind solche Übergänge nicht nachgewiesen, so dass bei den einen Vögeln die Längsschicht sich über den ganzen Ösophagus ausbreitet, bei den anderen nur über die Übergangsstelle vom Ösophagus in den Magen; und so lange solche Übergänge hier nicht aufgefunden werden, werden wir noch an eine zweite Möglichkeit denken müssen:

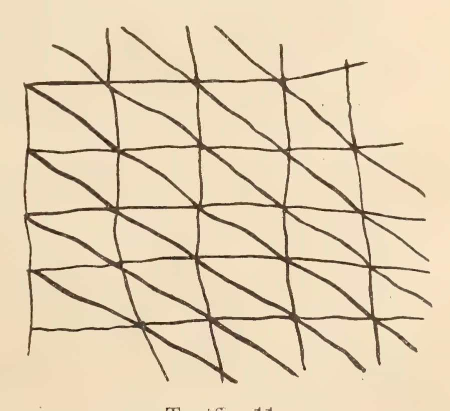
Die Verhältnisse bei diesen Vögeln können sich selbständig aus den primitiven so entwickelt haben, dass gleich vom Anfange ab die vom Magen aus sich in den untersten Theil des Ösophagus hineinerstreckende Muscularis mucosae an Dicke zugenommen und sich über den ganzen Ösophagus als eine der Ringschicht aufliegende Längsschicht ausgebreitet hat. In Folge eines solchen Wachsthums dieser Schicht wäre bei den Vorfahren dieser Vögel die äußere Längsschicht nie über ihren ursprünglichen Ausbreitungsbezirk weiter hinaus gekommen; mit anderen Worten wären also die Gebilde, die wir auf der einen Seite beim Huhn, auf der anderen bei Totanus treffen, durch eine divergente Entwicklung aus primitiven Verhältnissen, denen ähnlich, die wir bei gewissen Reptilien finden, hervorgegangen.

Welche von diesen beiden Annahmen die richtige ist, vermag ich nicht zu entscheiden. Die ziemlich große Variation in der Muskulatur des Ösophagus bei anderen Wirbelthieren, z. B. den Fischen,

zeigt, in wie hohem Grade diese Muskulatur umwandelbar und anpassungsfähig ist, wie ältere Schichten sich zurückziehen und neue sich ausbreiten können — Verhältnisse, die uns zu einer gewissen Vorsicht in unseren Schlussfolgerungen mahnen müssen.

Jedenfalls können wir wohl sagen, dass die innere Längsschicht bei allen Vögeln eine der im untersten Theile des Ösophagus gewisser Reptilien vorkommenden Muscularis mucosae homologe Schicht darstellt, und dass diese Längsschicht bei den Vögeln, die drei Muskelschichten besitzen, mehrere Eigenschaften einer Muscularis mucosae bewahrt hat, so dass eine Benennung derselben mit diesem Namen sich vertheidigen lässt. Was aber die Längsschicht derjenigen Vögel betrifft, die im Ösophagus nur zwei Muskelschichten besitzen, so muss diese als eine den zwei Längsschichten der ersteren homodyname Schicht angesehen werden und, wie auch die innere Längsschicht des Drüsenmagens, ihrer Natur und Lage nach der äußeren Muskulatur zugerechnet werden.

Übergangsformen zwischen glatten und quergestreiften Muskelfasern, wie sie LEYDIG (s. oben) beschreibt, sind zwar im Muskelmagen nicht anzutreffen; was aber diesen Angaben zu Grunde liegt, sind doch sicher nicht, wie HASSE meint, Schrägschnitte — von solchen hätte sich LEYDIG gewiss nicht täuschen lassen — sondern die Verdickungsknoten der Muskelfasern, die hier im Muskelmagen auffallender sind als an anderen Stellen des Darmkanals. An Querschnitten durch den Muskelmagen treten sie in zahlreichen, etwas unregelmäßig parallel verlaufenden, lichtbrechenden Linien hervor. An gefärbten Schnitten zeigen sich diese Linien intensiver tingirt als die zwischenliegenden Muskelpartien. Unter stärkerer Vergrößerung zeigen die einzelnen Muskelfasern in diesen Linien polygonale »homogenisirte« (wie SCHAFFER sagt, XXX, 1899, p. 228) Verdickungen.



Textfig. 11.
Anas Penelope. Gezeichnet mit LEITZ Obj. 3, Oc. 1, Tub. 160 mm bei Tischhöhe, reducirt auf 1/2, Bindegewebe schwarz.

In Betreff der einzelnen Muskelfasern muss ich hervorheben, dass

es mir nie gelungen ist, wirkliche Intercellularbrücken bei den Vögeln nachzuweisen.

Zum Schlusse möchte ich auf die Anordnung der Muskelbündel in der Reibplattenregion des Muskelmagens aufmerksam machen. Wie aus Fig. 59 — Lupenvergrößerung — hervorgeht, verlaufen die Muskelbündel ringförmig zur Achse des Lumens, indem sie sich an dem Sehnenspiegel inseriren. Die parallelen Bündel sind von dem früher erwähnten Bindegewebe umgeben. Legt man aber den Schnitt senkrecht zur ersten Schnittrichtung, so erhält man ein Bild wie in Textfigur 11 dargestellt ist, wo die eigenthümliche, beinahe mathematisch genaue Anordnung der Muskelbündel in polygonalen Feldern in die Augen fällt, eine Bildung, die wahrscheinlich bestimmten mechanischen Gesetzen entspricht.

Würzburg, im April 1900.

Litteraturverzeichnis.

I. Ph. Barthels, Beitrag zur Histologie des Ösophagus der Vögel. Diese Zeitschr. Bd. LIX. p. 655. 1895.

II. C. Bergmann, Einiges über den Drüsenmagen der Vögel. Reichert's u. Du Bois-Reymond's Arch. für Anatomie u. Physiol. 1862. p. 581.

III. G. Cattaneo, Istologia e sviluppo dell apparato gastrico degli uccelli. Atti della Soc. Ital. di Sc. Nat. Vol. XXVII. p. 90. Anno 1884.

IV. M. Cazin, Recherches anatomiques, histologiques et embryologiques sur l'appareil gastrique des oiseaux. Annal. des scienc. natur. Zool. 7 série. T. IV. p. 177. 1887.

V. H. Curschmann, Zur Histologie des Muskelmagens der Vögel. Diese Zeitschr. Bd. XVI. p. 224. 1866.

VI. M. Flesch, Über Beziehungen zwischen Lymphfollikeln und secernirenden Drüsen im Ösophagus. Anat. Anz. 3. Jahrg. Nr. 10. p. 283. 1888.

VII. W. H. Flower, On the structure of the gizzard of the Nicobar Pigeon and other granivorous Birds. Proceedings of the Zoological Soc. London. p. 330. 1860.

VIII. M. Fürbringer, Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. II. Allgemeiner Theil. Amsterdam 1888.

IX. H. Gadow, Vögel in Bronn's Klassen und Ordnungen. Bd. VI. Vierte Abtheilung. Anatomischer Theil. 1891.

X. R. Glaettli, Einiges über die Labdrüsen des Magens. Inaug.-Dissert. Zürich 1852.

XI. A. Glinsky, Über die Tonsilla oesophagea. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. p. 529. 1894.

XII. J. D. Grimm, Ein Beitrag zur Anatomie des Darmes. Inaug.-Dissert. Dorpat 1866.

XIII. C. Hasse, Über den Ösophagus der Tauben und das Verhältnis der Sekretion des Kropfes zur Milchsekretion. Zeitschr. f. rat. Medic. 3. R. Bd. XXIII. p. 101. 1865.

XIV. C. Hasse, Beiträge zur Histologie des Vogelmagens. Zeitschr. f. rat. Medic. 3. R. Bd. XXVIII. p. 1. 1866.

XV. C. Kahlbaum, De avium tractus alimentarii anatomia et histologia nonnulla. Inaug.-Dissert. Gedani 1854.

XVI. E. Klein, Ösophagus und Magen in Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Thiere. Bd. I. 1871.

XVII. F. Leydig, Kleinere Mittheilungen zur thierischen Gewebelehre. Müller's Arch. für Anatomie, Physiologie und wiss. Medicin. Jahrg. 1854. p. 296.

XVIII. F. Leydig, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. 1857.

XIX. R. Monti, Su la morfologia comparata dei condotti escretori delle ghiandole gastriche nei vertebrati. Estratto dal bollettino scientifico. Num 2 e 3. Anno 1898.

XX. A. Oppel, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbelthiere. Erster Theil. Der Magen. 1896.

XXI. A. Oppel, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbelthiere. Zweiter Theil. Schlund und Darm. 1897.

XXII. A. Oppel, Über die Muskelschichten im Drüsenmagen der Vögel. Anat. Anz. Bd. XI. p. 167. 1896.

XXIII. A. Oppel, Die Magendrüsen der Wirbelthiere. Anat. Anz. Bd. XI p. 596. 1896.

XXIV. A. Oppel, Verdauungsapparat. In: Ergebnisse der Anatomie u. Entwicklung. Bd. VII. 1897. p. 29. 1898.

XXV. A. Oppel, Verdauungsapparat. In: Ergebnisse der Anatomie u. Entwicklung. Bd. VIII. p. 124. 1899.

XXVI. G. Postma, Bijdrage tot de kennis van den bouw van het darmkanaal der vogels. Proefschr. Leiden 1887.

XXVII. Ed. Remouchamps, Sur la glande gastrique du Nandou d'Amérique (Rhea americana). Arch. de Biol. publiées par van Beneden et van Bambeke. Tome I. p. 583. 1880.

XXVIII. J. Renaut, Sur les organes lympho-glandulaires et le pancréas des vertébrés. Compt. rend. hebdomad. des séanc. d. l'acad. d. sciences. Tome LXXXIX. p. 247. 1879.

XXIX. O. Rubeli, Über den Ösophagus des Menschen und verschiedener Hausthiere. Inaug.-Dissert. Bern. Berlin 1890.

XXX. J. Schaffer, Zur Kenntnis der glatten Muskelzellen, insbesondere ihrer Verbindung. Diese Zeitschr. Bd. LXVI. p. 214. 1899.

XXXI. M. Teichmann, Der Kropf der Taube. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIV. p. 235. 1889.

XXXII. Vogt und Yung, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. Bd. II. 1889—1894.

XXXIII. R. Wiedersheim, Die feineren Strukturverhältnisse der Drüsen im Muskelmagen der Vögel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VIII. p. 435. 1872.

XXXIV. P. Wilczewski, Untersuchungen über den Bau der Magendrüsen der Vögel. Inaug.-Dissert. Breslau 1870.

Erklärung der Abbildungen.

In allen Figuren bedeutet: *aufg.* Ausführungsgang; *bl.* Blindsack; *ch.* Centralhöhle; *hz.* Halszelle; *l.* Leukocyt; *bz.* Basalzelle; *oe*, Oberflächenepithel; *lms*, Längsmuskelschicht; *i.lms* und *a.lms*, innere und äußere Längsmuskelschicht; *rms*, Ringmuskelschicht; *mm*, Muscularis mucosae; *epm*, Epithelmantel.

Tafel XXXIII—XXXVIII.

Fig. 1. Larus canus, erwachsen. Aus einem Querschnitt durch die obere Hälfte des Ösophagus. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 250.

Fig. 2. Larus canus, erwachsen. Aus einem Querschnitt durch die obere Hälfte des Ösophagus. Funduszellen einer Drüse. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. *m*, Mitose einer Drüsenzelle. Vergr. 250.

Fig. 3. Larus canus, erwachsen. Aus einem Längsschnitt durch die untere Hälfte des Ösophagus. Querschnitt durch die Mitte eines Drüsenhalses. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 250.

Fig. 4. Larus canus, neugeboren. Aus einem Querschnitt durch die Mitte des Ösophagus. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. *cy*, Cysten im Oberflächenepithel. Vergr. 47.

Fig. 5*a* u. *b*. Larus canus, neugeboren. Aus einem Querschnitt durch die Mitte des Ösophagus. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. *cy*, Cysten im Oberflächenepithel; *s*, koagulirtes Sekret derselben; *cl*, Centrallumen einer jungen Drüsenanlage; *aq*, aufgequollene Zellen des Oberflächenepithels; *dr*, eine ältere Drüsenanlage, tangential getroffen. Vergr. 200.

Fig. 6. Larus canus, eine Woche alt. Aus einem Querschnitt durch den untersten Theil des Ösophagus. Sublimat-Essigsäure, Delafield's Hämatoxylin. Vergr. 300.

Fig. 7. Larus canus, eine Woche alt. Aus einem Querschnitt durch die obere Hälfte des Ösophagus. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 333.

Fig. 8. Sterna arctica, eine Woche alt. Aus einem Querschnitt durch die obere Hälfte des Ösophagus. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 667.

Fig. 9. Sterna arctica, eine Woche alt. Aus einem Querschnitt durch die obere Hälfte des Ösophagus. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. Drüse mit einer Funduszelle in Theilung begriffen. Vergr. 667.

Fig. 10. Sterna arctica, eine Woche alt. Aus einem Längsschnitt durch die obere Hälfte des Ösophagus. Querschnitt durch die Mitte eines Drüsenhalses. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 667.

Fig. 11. Colymbus arcticus. Aus einem Querschnitt durch die Mitte des Ösophagus. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Kongoroth. Vergr. 250.

Fig. 12. Podiceps auritus. Aus einem Querschnitt durch die obere Hälfte des Ösophagus. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 47.

Fig. 13. Podiceps auritus. Aus einem Querschnitt durch die obere Hälfte des Ösophagus. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 333.

Fig. 14. Anas Penelope. Aus einem Querschnitt durch die obere Hälfte des Ösophagus. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 47. Nur ein Theil der Ringmuskelschicht eingezeichnet.)

Fig. 15. Anas Penelope. Aus einem Querschnitt durch die obere Hälfte des Ösophagus. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 105.

Fig. 16. Somateria mollissima, zwei Wochen alt. Aus einem Querschnitt durch die untere Hälfte des Ösophagus. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 105.

Fig. 17. Mergus serrator, Embryo, ca. 7 Tage vor dem Ausschlüpfen. Aus einem Querschnitt durch die obere Hälfte des Ösophagus. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. *dr*, Drüsenanlagen. Vergr. 85.

Fig. 18. Totanus calidris. Aus einem Querschnitt durch die untere Hälfte des Ösophagus. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Kongoroth. Vergr. 60.

Fig. 19. Totanus calidris. Aus einem Querschnitt durch die untere Hälfte des Ösophagus. Drüsen zwischen zwei Falten. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Kongoroth. Nur der Ausführungsgang einer Drüse (*a*) ist seiner ganzen Länge nach getroffen. Die anderen Drüsen (*b*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g*) sind mehr oder weniger tangential durchgeschnitten, und zwar *g* am meisten von der Mittelachse entfernt. Vergr. 105.

Fig. 20. Haematopus ostrilegus. Aus einem Querschnitt durch die untere Hälfte des Ösophagus. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Kongoroth. Vergr. 200.

Fig. 21. Charadrius apricarius. Aus einem Querschnitt durch die obere Hälfte des Ösophagus. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Kongoroth. Vergr. 60.

Fig. 22. Corvus cornix. Aus einem Querschnitt durch die untere Hälfte des Ösophagus. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 60.

Fig. 23. Corvus cornix. Aus einem Querschnitt durch die untere Hälfte des Ösophagus. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Kongoroth. Vergr. 105.

Fig. 24. Pica caudata. Zellen aus einer Ösophagusdrüse. Schnittpräparat. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Kongoroth. *a*, von dem Anfange des Halses; *b*, von dem Drüsenkörper. Vergr. 250.

Fig. 25. Passer domesticus. Aus einem Querschnitt durch den Kropf. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Kongoroth. Vergr. 47.

Fig. 26. Passer domesticus. Aus einem Längsschnitt durch den unteren Theil des Ösophagus. Querschnitt durch die Mitte eines Drüsenhalses. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Kongoroth. Vergr. 333.

Fig. 27. Passer domesticus. Aus einem Längsschnitt durch den unteren Theil des Ösophagus. Funduszellen einer Drüse. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Kongoroth. Vergr. 498.

Fig. 28. Hirundo rustica. Aus einem Querschnitt durch den mittleren Theil des Ösophagus. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 85.

Fig. 29. Sturnus vulgaris. Aus einem Querschnitt durch die obere Hälfte des Ösophagus. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 70.

Fig. 30. Turdus pilaris. Aus einem Querschnitt durch die obere Hälfte des Ösophagus. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Kongoroth. Vergr. 200.

Fig. 31. Lagopus subalpinus, eine Woche alt. Aus einem Querschnitt durch die obere Hälfte des Ösophagus. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 47.

Fig. 32. Lagopus subalpinus, eine Woche alt. Aus einem Längsschnitt durch den unteren Theil des Ösophagus. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Kongoroth. Vergr. 333.

Fig. 33. Mergus serrator, eine Woche alt. Aus einem Längsschnitt durch die Übergangsstelle vom Ösophagus in den Drüsenmagen. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. *d*, die letzte Ösophagusdrüse. Vergr. 70.

Fig. 34. Mergus serrator, eine Woche alt. Aus einem Längsschnitt durch die Übergangsstelle vom Ösophagus in den Drüsenmagen. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. *a* und *b*, zwei Blindsäcke, von welchen *b* sowohl Magen- als Ösophagusepithel enthält. Verg. 70.

Fig. 35. Anas boschas, ca. zwei Wochen alt. Aus einem Längsschnitt durch die Übergangsstelle vom Ösophagus in den Drüsenmagen. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Kongoroth. *dr*, letzte Ösophagusdrüse. Vergr. 85.

Fig. 36. Anas boschas, ca. zwei Wochen alt. Aus einem Längsschnitt durch den Drüsenmagen. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 85.

Fig. 37. Totanus calidris. Aus einem Längsschnitt durch den Drüsenmagen. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Kongoroth. Vergr. 60.

Fig. 38. Passer domesticus. Aus einem Längsschnitt durch den Drüsenmagen. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Kongoroth. Vergr. 85.

Fig. 39. Passer domesticus. Querschnitt einer zusammengesetzten Drüse in der Höhe mit *a* Fig. 38. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Kongoroth. Vergr. 85.

Fig. 40. Passer domesticus. Querschnitt einer zusammengesetzten Drüse in der Höhe mit *b* Fig. 38. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Kongoroth. Vergr. 85.

Fig. 41. Passer domesticus. Aus einem Querschnitt durch eine zusammengesetzte Drüse. Übergang der granulirten Drüsenzellen in die klaren Zellen der Sammelröhre. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Kongoroth. Vergr. 498.

Fig. 42. Passer domesticus. Querschnitt durch einen Blindsack aus dem Drüsenmagen. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Kongoroth. Vergr. 498.

Fig. 43. Passer domesticus. Querschnitt durch die Mitte eines Ausführungsganges einer zusammengesetzten Drüse. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Kongoroth. Vergr. 498.

Fig. 44. Tringa maritima. Aus einem Längsschnitt durch den Drüsenmagen. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Kongoroth. *b*, Blindsack, der granulirte Drüsenzellen enthält. Vergr. 105.

Fig. 45. Tringa maritima. Querschnitt durch den Ausführungsgang einer zusammengesetzten Drüse. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Kongoroth. Vergr. 105.

Fig. 46. Larus canus, neugeboren. Aus einem Schnitt der Oberfläche des Drüsenmagens parallel gelegt. In der Mitte befindet sich der Ausführungsgang einer zusammengesetzten Drüse. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 300.

Fig. 47. Larus canus, neugeboren. Aus einem Schnitt der Oberfläche des Drüsenmagens parallel gelegt, tiefer in der Schleimhaut als Fig. 46. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 300.

Fig. 48. Lagopus subalpinus, eine Woche alt. Aus einem Längsschnitt durch den Drüsenmagen. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Kongoroth. Vergr. 47.

Fig. 49. Gallus domesticus. Aus einem Längsschnitt durch die Übergangsstelle vom Ösophagus in den Drüsenmagen. Spitze einer Falte. FLEMMING's Flüssigkeit, Safranin. *öfe*, Ösophagusepithel; *e*, eosinophile Zelle. Vergr. 333.

Fig. 50. Gallus domesticus. Aus einem Längsschnitt durch die Übergangsstelle vom Ösophagus in den Drüsenmagen. Spitze einer Falte. FLEMMING's Flüssigkeit. Safranin. *ho*, Hohlraum in dem Magenepithel, von eosinophilen Zellen gefüllt. Vergr. 333.

Fig. 51. Gallus domesticus. Querschnitt durch einige Tubuli einer zusammengesetzten Drüse. FLEMMING's Flüssigkeit. Safranin. *bw*, Bindegewebswand zwischen den Tubuli; *bk*, Blutkapillaren derselben; *s*, Sekret. Vergr. 85.

Fig. 52 *a* u. *b*. Gallus domesticus. Aus einem Längsschnitt durch die Tubuli einer zusammengesetzten Drüse. Chrom-Formalin, Eisenalaunhämatoxilin-Bordeauxroth. *bdk*, Kern in der Bindegewebswand; *rk*, rothes Blutkörperchen. Vergr. 1000.

Fig. 53. Gallus domesticus. Aus einem Längsschnitt durch die Tubuli einer zusammengesetzten Drüse. Nach GOLGI behandelt. In drei Tubuli ist das Lumen (*l*) zu sehen. Nach unten sind sie tangential getroffen. *n*, Niederschlag an der bindegewebigen Wand der Tubuli oder an Blutkapillaren derselben. Vergr. 370.

Fig. 54. Gallus domesticus. Aus einem Querschnitt durch eine zusammengesetzte Drüse. Zellen der Centralhöhle. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 300.

Fig. 55. Sterna arctica. Aus einem Längsschnitt durch die Tubuli einer zusammengesetzten Drüse. Sublimat-Essigsäure, Eisenalaunhämatoxylin. *s*, Sekret. *a*, Vergr. 1000, *b* und *c*, Vergr. 498.

Fig. 56. Sturnus vulgaris. Tangentialschnitt durch einen großen Tubulus einer zusammengesetzten Drüse. Sublimat-Essigsäure. Hämatoxylin-Kongoroth. Vergr. 1000.

Fig. 57. Sturnus vulgaris. Querschnitt durch einen Endtubulus einer zusammengesetzten Drüse. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Kongoroth. Vergr. 1000.

Fig. 58. Somateria mollissima, zwei Wochen alt. Aus einem Querschnitt durch den Drüsenmagen. Spitze einer Falte. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 498.

Fig. 59. Anas crecca. Aus einem Querschnitt durch den Muskelmagen in der Region der Reibplatten. Sublimat-Essigsäure, Karmin. *ssp*, Sehnenspiegel; *stc*, Stratum compactum; *dr*, Drüsen; *ss*, Sekretschicht. Vergr. 5.

Fig. 60. Somateria mollissima, zwei Wochen alt. Aus einem Längsschnitt durch den Anfangstheil des Muskelmagens. Spitzen zwei Papillen. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Kongoroth. *z*, Zellenreste im Sekret des Papillenepithels. Vergr. 498.

Fig. 61. Somateria mollissima, zwei Wochen alt. Aus einem Längsschnitt durch die Übergangsstelle vom Drüsenmagen in den Muskelmagen. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. *s*, Sekret des Oberflächenepithels; *bl*, Blindsack. Vergr. 105.

Fig. 62. Somateria mollissima, zwei Wochen alt. Aus einem Längsschnitt durch die Übergangsstelle vom Drüsenmagen in den Muskelmagen, dem letzteren näher als Fig. 61. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. *bl*, Blindsack (oder Drüse); *s*, Sekret des Oberflächenepithels; *sk*, Sekret der Krypte. Vergr. 105.

Fig. 63. Somateria mollissima, zwei Wochen alt. Aus einem Querschnitt durch den Anfangstheil des Muskelmagens. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-

Kongoroth. *s*, Sekret des Oberflächenepithels; *sk*, Sekret der Krypte und der Drüse; *k*, Krypte; *dr*, Drüse; *e*, Endstücke einer Drüse. Vergr. 105.

Fig. 64. Somateria mollissima, zwei Wochen alt. Aus einem Schnitt durch die Schleimhaut des Muskelmagens, der Oberfläche desselben parallel gelegt. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Kongoroth. *e*, Endstücke einer Drüse; *m*, Muskelfaser. Vergr. 250.

Fig. 65. Somateria mollissima, zwei Wochen alt. Aus einem Schnitt durch die Schleimhaut des Muskelmagens, der Oberfläche desselben parallel gelegt. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Kongoroth. *s*, Sekret der Drüse. Verg. 250.

Fig. 66. Somateria mollissima, zwei Wochen alt. Aus einem Schnitt durch die Schleimhaut des Muskelmagens, der Oberfläche desselben parallel gelegt. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Kongoroth. Die Magenkrypten vereinigen sich, und Papillen entstehen. Vergr. 300.

Fig. 67. Larus fuscus. Aus einem Querschnitt durch den Muskelmagen. Die Sekretschicht entfernt. Sublimat-Essigsäure, Eisenalaunhämatoxylin. *dr*, Drüse; *stc*, Stratum compactum. Vergr. 47.

Fig. 68. Larus fuscus. Aus einem Querschnitt durch den Muskelmagen. Die Sekretschicht entfernt. Sublimat-Essigsäure, Karmin, WEIGERT's Elastinfärbung. *drl*, Drüsenlumen; *el*, elastische Faser. Vergr. 300.

Inhaltsverzeichnis.

Untersuchungen über den Bau der Ocellen der Insekten.

Von

W. Redikorzew.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Heidelberg.)

Mit Tafel XXXIX—XL und 7 Figuren im Text.

Das Studium der Litteratur, welche über die Ocellen der Insekten vorliegt, zeigt, dass dieses Thema schon lange die Aufmerksamkeit einer Reihe Forscher auf sich lenkte; nichtsdestoweniger blieb der Gegenstand bis jetzt verhältnismäßig wenig bearbeitet. Ich glaube mich nicht zu irren, wenn ich diese Thatsache vor Allem den Schwierigkeiten, rein technischer Natur, zuschreibe, welche der Erforschung dieser Organe oft kaum überwindbare Hindernisse entgegensetzen. Alle, die sich mit Arthropoden beschäftigten, wissen, welche Mühe die Anfertigung einer Schnittserie häufig bereitet, wegen der oft so dicken Cuticula. Wenn wir uns zur vorhandenen Litteratur über die Ocellen wenden, so fällt auf, dass die Mehrzahl der Arbeiten sich mit Arthropoden beschäftigten, die eine verhältnismäßig dünne und weiche Cuticula besitzen (Arachnoidea, Coleopterenlarven) oder mit solchen, welche einer periodischen Häutung unterworfen sind, und daher zu gewissen Zeiten ebenfalls neugebildete weiche Cuticula besitzen (außer den ebenerwähnten, Raupen, Crustacea, Myriapoda etc.). Das Imagostadium der Insekten wurde am seltensten untersucht, wesshalb wir hierüber die spärlichsten und ungenügendsten Angaben erhielten. So erwähnt z. B. GRENACHER in seinem großen Werk (1879) oft, dass ihm dieser oder jener Schnitt misslang, dass er nicht im Stande war Manches auf ihm zu beobachten und desshalb genöthigt war, Mancherlei zu schematisiren und zu kombiniren, was auch aus seinen Zeichnungen genügend ersehen werden kann, welche — abgesehen von all' ihren Vorzügen — etwas schematisirt sind.

Die Cuticula wird bekanntlich nur von wenigen chemischen Reagentien angegriffen und die Behandlung erfordert äußerste Vorsicht, weil beim Eindringen der Flüssigkeit ins Innere (durch natürliche oder künstliche Öffnungen) alle Weichtheile rasch zerstört werden. In den meisten Fällen erschwert das Vorhandensein sehr dicker Chitinlinsen die Anfertigung der Schnitte noch mehr.

Die vorstehenden Erwägungen, aus denen folgt, dass noch mancherlei Zweifel über den Bau der Insektenocellen bestehen und ein erneutes Studium auf diesem Gebiet nicht unerwünscht sein dürfte, veranlassten mich, auf den Rath meines Lehrers Prof. BÜTSCHLI, zu versuchen, den Gegenstand noch einmal zu untersuchen.

Herrn Prof. BÜTSCHLI sage ich bei dieser Gelegenheit meinen tiefsten Dank für seine stete Mithilfe und Kontrolle bei der Bearbeitung dieses Themas; auch Herrn Prof. SCHUBERG bin ich, besonders für seine werthvollen technischen Anweisungen, zum Dank verpflichtet. Ich halte es ferner für meine Pflicht an dieser Stelle Herrn H. BITZEL (in Lützelsachsen) meinen Dank auszusprechen für die Lieferung des reichen Materials von Bienenpuppen.

Als Material für vorliegende Arbeit dienten mir ausschließlich die Ocellen von Insekten. Leider war der Sommer 1899 sehr regnerisch, wesshalb ich nur über spärliches Material verfügte. Die gesammelten Insekten wurden dekapitirt und in frischem Zustand konservirt; als Konservirungsflüssigkeiten dienten: 1) Pikrinschwefelsäure, 2) Pikrinessigsäure, 3) Chromessigsäure (nach FLEMMING: 1% Chromsäure 70 cc, Eisessig 5 cc und Wasser 90 cc), 4) koncentrirte Sublimatlösung, 5) koncentrirte Sublimatlösung mit 2% Essigsäure, 6) Platinchloridchromsäure (nach MERKEL: 1% Chromsäure 100 cc, 1% Platinchlorid 100 cc, Wasser 600 cc). Als die besten ergaben sich die 1, 2, 4 und 5 dieser Flüssigkeiten. Was die Platinchloridchromsäure betrifft, so verwirklichte sie nicht die Hoffnungen, welche ich an sie knüpfte, da diese Flüssigkeit von GRENACHER besonders warm empfohlen wird. Die konservirten Objekte wurden ausgewaschen und in 70%igem Alkohol aufbewahrt; später in Paraffin eingebettet und nach verschiedenen Richtungen in Schnitte zerlegt. Die eigenthümliche Anordnung der Ocellen am Kopfe des Insektes (siehe darüber unten) erschwerte die sichere Orientirung der Schnitte. Die genauesten Medianschnitte des mittleren Ocellus wurden auf Sagittalschnitten durch den Kopf erhalten. In manchen Fällen sind Querschnitte durch den Ocellus besonders entscheidend für gewisse Fragen. Das Vorhandensein der harten Cuticula erlaubte nicht die Schnitte dünner als

10 μ zu machen, wenn es sich darum handelte, eine vollständige Serie zu bekommen. Die Bienenpuppen, welche eine sehr dünne Cuticula besitzen, wurden dagegen 5 μ und selbst dünner geschnitten.

Da die weitere Behandlung und Färbung der Präparate in der Regel nicht von den üblichen Methoden abwich, so gehe ich nicht genauer hierauf ein; nur eine, anscheinend nicht oft verwendete, Färbung will ich erwähnen, welche sehr gute Resultate ergab. Es ist dies die, namentlich von MAURICE und SCHULGIN (Embryogénie de l'Amaroecium proliferum, Annales des Sciences naturelles, 6. Série, T. XVII, pp. 6—7) empfohlene Kombination von Boraxkarmin und Bleu de Lyon. Das Objekt wurde 24 Stunden lang in toto in Boraxkarmin auf dem Wärmschrank (ca. 45°) gefärbt und dann 1—2 Stunden mit 1 %iger Salzsäure extrahirt. Hierauf wurde in gewöhnlicher Weise eingebettet und geschnitten; die Färbung mit Bleu de Lyon wurde dann auf dem Objektträger vorgenommen und die Schnitte mit Wasser aufgeklebt, um die Mitfärbung des Klebstoffes zu vermeiden. Bleu de Lyon verwendete ich in sehr schwacher Lösung ($^1/_4$ % in 70%igem Alkohol) und ließ das Präparat nicht länger als 1—2 Minuten darin. In dieser Weise wurde eine vorzügliche Doppelfärbung erreicht. Nach Extrahirung des Boraxkarmins blieben nur die Kerne gefärbt; die Nervenfasern und Stäbchen färbten sich stets sehr intensiv blau; das Plasma der Zellen färbte sich ebenfalls blau, aber nicht so stark, so dass die Stäbchen und Nerven immerhin deutlich hervortraten. Die Cuticula ist in ihren älteren Partien immer mit Boraxkarmin roth, — in jung abgelagerten dagegen von Bleu de Lyon blau gefärbt.

Als Macerationsflüssigkeiten habe ich bei gelegentlichen Versuchen, die histologischen Elemente der Ocellen zu isoliren, folgende Flüssigkeiten verwendet: Kochsalzlösung mit $^1/_5$ % Essigsäure (auf dem Wärmschrank); 0,005 % Chromsäure (in geringer Quantität, so dass das Objekt mit der Flüssigkeit nur bedeckt war); ganz schwachen Alkohol (10 %); sehr stark verdünntes Eau de Javelle.

Als Mittel zur Entfernung des Pigmentes wurde Salpetersäure (25 %) mit gutem Erfolg angewendet, indem ich sie auf die Schnitte unter dem Deckglas wirken ließ. Die schon gefärbten Präparate werden dabei natürlich entfärbt und erfordern also nachträgliche Neufärbung. Außerdem verwendete ich Chromsalpetersäure (nach der Angabe JANDER's: Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie etc. XV, Heft 2, 1898, pp. 163—165). Diese Flüssigkeit wirkt sehr langsam aber sicher.

Zum vorgängigen Erweichen der Cuticula für Schnitte benutzte

ich Eau de Javelle. Dasselbe ist hierfür sehr geeignet, erfördert jedoch äußerste Vorsicht; das betreffende Objekt darf der Flüssigkeit keinen Zutritt ins Innere gestatten, da sonst alle Weichtheile rasch zerstört werden, bevor die Cuticula im mindesten erweicht ist. Um diesen Übelstand zu beseitigen, verschloss ich die Mund- und Halsöffnung des vom Körper abgetrennten Kopfes immer sehr sorgfältig mit Paraffin.

Eine historisch-kritische Übersicht der Litteratur unseres Themas glaube ich hier nicht geben zu sollen; die Angaben anderer Forscher sollen bei der Darlegung meiner eigenen Beobachtungen berücksichtigt werden.

1. Allgemeines über Vorkommen, Stellung und Zusammensetzung der Ocellen bei den Insekten.

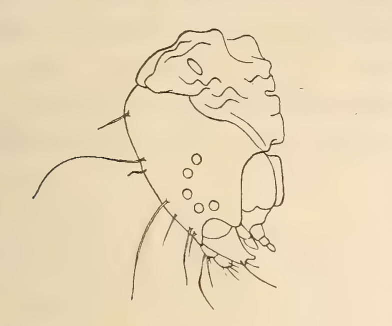
Ehe wir die feinere Zusammensetzung der Ocellen betrachten, möge das Vorkommen, ihre Stellung, Zahl und Gestalt kurz besprochen werden.

Die Ocellen können bei Insekten entweder während der ganzen Lebensperiode vorhanden sein (Pediculidae, Aphaniptera), oder nur im Larvenzustand (Coleoptera, Makrolepidoptera und die Mehrzahl der Mikrolepidoptera), oder sie finden sich nur im Imagostadium (Diptera, Hymenoptera, mit Ausnahme der Tenthredinidae). Es kommt jedoch auch vor, dass sowohl die Larve wie das Imago ein und desselben Insekts Ocellen besitzt (einige Mikrolepidopteren, Neuropteren, Tenthredinidae unter den Hymenopteren). Nach den Angaben von Willem (1897) sind dagegen die bei Collembola vermutheten Ocellen in Wirklichkeit zusammengesetzte Augen von euconem Typus.

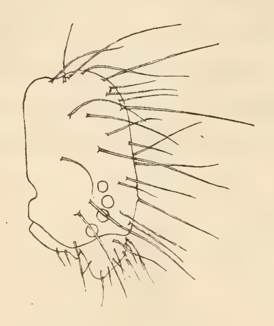
Nach ihrer Lage kann man die Ocellen in zwei Gruppen bringen, nämlich die der Scheitelocellen und die der Seitenocellen, d. h. solche, die am Scheitel des Kopfes liegen und solche, die an seinen Seiten stehen. Die letzteren sind allen Insekten und Insektenlarven eigen, welche der facettirten Augen entbehren (Aphaniptera, Pediculidae, Larven, Raupen); wo dagegen zusammengesetzte Augen vorhanden sind, nehmen die Ocellen in der Regel die Scheitellage zwischen den facettirten Augen ein. Zwischen der Lage und dem feineren Bau des Ocellus besteht ein gewisser Zusammenhang. Die an den Seiten des Kopfes sitzenden Ocellen haben gewöhnlich einen einfacheren Bau und bestehen nur aus einer kleinen Zahl von Zellen. Die am Scheitel angebrachten Ocellen dagegen besitzen einen viel

komplicirteren Bau. Eine Ausnahme bilden die Tenthrediniden-larven, deren Ocellen an den Seiten des Kopfes liegen, aber nach dem Typus der Scheitelocellen gebaut sind.

Die seitlichen Ocellen kommen gewöhnlich in großer Zahl vor, indem sie an den beiden Ecken des Kopfes, unweit von der Anheftungsstelle der Mandibeln, einen Kreis, ein Oval, oder eine Kurve bilden (Textfigg. 1 u. 2). Bei den Insekten stehen diese seitlichen



Textfig. 1.



Textfig. 2.

Fig. 1. Sphinx euphorbiae (Raupe). Kopf von der linken Seite. Fig. 2. Mamestra brassicae (Raupe). Kopf von der rechten Seite.

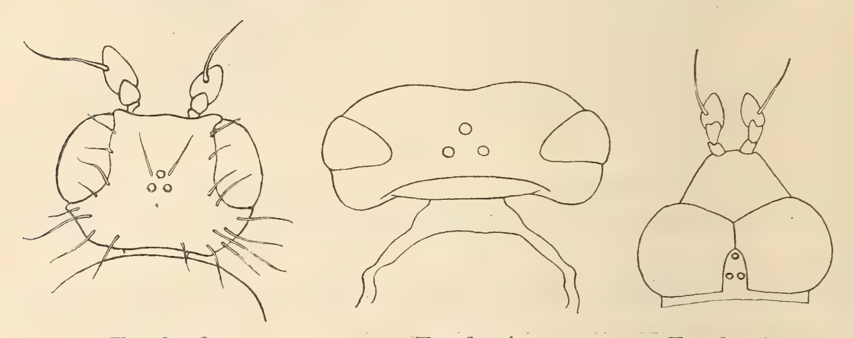
Ocellen in gewissen, oftmals jedoch in ganz unbedeutenden, Entfernungen von einander; bei den Myriapoden kommt es bekanntlich vor, dass diese Ocellen so dicht zusammengerückt sind, dass ihre Linsen mit einander zusammenfließen wie die Facetten der Cornea im zusammengesetzten Auge (Scutigera z. B.).

Die Zahl dieser seitlichen Ocellen ist sehr verschieden und kann zwischen 5, 6, 7 und mehr an jeder Seite des Insektenkopfes schwanken. Bei den Coleopterenlarven sind die Ocellen gewöhnlich dichter zusammengerückt; bei den Lepidopterenraupen ist der Abstand zwischen den einzelnen Ocellen beträchtlicher. Die Raupe der Tenthredinidae hat nur zwei seitliche Ocellen, je einen großen an jeder Seite des Kopfes.

Die Scheitelocellen stehen in den meisten Fällen genau auf dem Scheitel zwischen den beiden facettirten Augen; zuweilen rücken sie übrigens mehr gegen die Stirn herab (Mikrolepidoptera). Die Zahl dieser Ocellen ist entweder zwei (Mikrolepidoptera), oder drei (die Mehrzahl der Insekten mit Scheitelocellen). In ersterem Falle sind sie symmetrisch angeordnet, im zweiten beobachtet man in der Regel, dass der mittlere oder Medianocellus etwas nach vorn gerückt ist und dadurch mit den zwei seitlichen ein Dreieck bildet,

dessen Spitze nach vorn gerichtet ist (Textfigg. 3, 4 und 5). Die Gestalt des in dieser Weise gebildeten Dreiecks ist von dem Grad des Abstandes der einzelnen Ocellen von einander, resp. der Breite seiner Basis abhängig. Wo die facettirten Augen sehr dicht zusammengerückt sind und der Scheitel daher sehr schmal erscheint (Diptera, besonders bei Männchen, Textfig. 5), sind die hinteren paarigen Ocellen sehr nahe zusammengerückt und daher ist der vordere Winkel des Dreiecks sehr spitz; bei Insekten mit breitem Scheitel (wie z. B. Libellulidae) scheinen dagegen umgekehrt alle drei Ocellen fast auf einer geraden Linie zu liegen.

Die Lage der Scheitelocellen zum Gehirn, mit dem sie durch die zugehörigen Nervi optici verbunden sind, ist verschieden; während



Textfig. 3. Textfig. 4. Textfig. 5.

Fig. 3. Leria serrata. Kopf von oben. Fig. 4. Apis mellifica (Puppe). Kopf von oben. Fig. 5. Syrphus balteatus ♂, Kopf von oben.

der vordere immer in der Medianebene des Kopfes angebracht und etwas ventralwärts geneigt ist, richten sich die lateralen Ocellen ebenfalls etwas ventralwärts und nach den entsprechenden Seiten. Damit hängt auch der Bau dieser beiden Ocellenarten zusammen; während der Medianocellus vollkommen symmetrisch gebaut ist, ist jeder Lateralocellus, in den meisten Fällen, in sich asymmetrisch und spiegelsymmetrisch mit dem der anderen Seite.

Bei Besprechung der von mir ermittelten Resultate werde ich, um vielfache Wiederholungen zu vermeiden, die Ocellen der einzelnen von mir untersuchten Insektenarten nicht gesondert beschreiben. Ich ziehe es vor, den Bau der Ocellen im Gesammt zu betrachten, d. h. die die Ocellen zusammensetzenden histologischen Elemente nach einander zu besprechen, indem ich jedes Mal die Abweichungen anmerke, welche die oder jene Art geliefert hat.

Zur vorläufigen Orientirung über den allgemeinen Bau will ich

diejenigen Elemente aufzählen, welche an der Zusammensetzung des Ocellus Theil nehmen, in ihrer Reihenfolge von außen nach innen.

Es sind dies: 1) die Linse, 2) der Glaskörper, 3) die Retina und 4) der Nervus opticus. Dazu gesellen sich noch die an die Linse grenzende Cuticula der allgemeinen Kopfbedeckung, ferner die dem Ocellus anliegende Hypodermis, welche gewöhnlich eine pigmentirte Verdickung bildet (sog. Iris); dann diejenigen indifferenten Zellen, welche zwischen den Retinazellen auftreten und eben so auch zwischen den Nervenfasern sich finden, und endlich das Pigment, welches theils in den Retinazellen, theils zwischen denselben abgelagert ist.

In der weiteren Besprechung gehe ich auf die Ocellen der Dytiscuslarve und der Lepidopterenraupen nicht näher ein. Die ersteren übergehe ich desshalb, weil ich sie wegen mangelnden Materials nicht eingehend studiren konnte, und da das, was ich von ihrem Bau beobachtete, mit der Darstellung PATTEN's (1887 2) übereinstimmt. Von den Lepidopterenocellen untersuchte ich die Ocellen der Raupen von Vanessa Io, Sphinx euphorbiae und Mamestra sp. Hier vermag ich ebenfalls den Angaben von PANKRATH (1890) nichts Wesentliches hinzuzufügen.

2. Die Linse.

Die Linse, welche als Fortsetzung und lokale Verdickung der allgemeinen Cuticularbedeckung des Kopfes erscheint, erreicht bei allen untersuchten Insekten eine beträchtliche Entwicklung, sowohl nach außen hervortretend als ins Innere des Ocellus eine starke Hervorwölbung bildend (Figg. 1, 24, 25, 26, 27). Der Grad der Konvexität der Linse ist verschieden und das Verhältnis zwischen äußerer und innerer Wölbung ist ebenfalls kein gleichmäßiges; in der Regel ist die innere Linsenfläche stärker gekrümmt und bildet eine Kugelfläche von kleinerem Radius als die äußere.

Von der Gestalt des Ocellus hängt auch die Form der Linse ab. In den vollständig symmetrisch kugelförmigen Ocellen der Cimbexlarve und den medianen Scheitelocellen der Mehrzahl der Insekten ist sie gleichfalls völlig symmetrisch (Figg. 1, 26, 27). In den asymmetrisch gebauten lateralen Scheitelocellen der Mehrzahl der Insekten ist die Linse ebenfalls asymmetrisch. Das gilt insbesondere von ihrem gegen die Retina gerichteten Segment, das auf Frontalschnitten des Kopfes mehr oder weniger dreieckig erscheint, da es medianwärts sehr stark vorspringt und sich von da gegen außen allmählich abflacht (Fig. 24). Die Richtung der Längsachse einer solchen Linse weicht

daher sehr beträchtlich von der zur Kopfoberfläche senkrechten Richtung nach außen ab. Da, wie schon oben angegeben wurde, auch die Achse des Medianocellus nicht genau senkrecht oder radial zur Scheitelfläche steht, sondern etwas ventralwärts geneigt ist, so dass der Winkel, welcher die Längsachse dorsalwärts mit der Kopfoberfläche bildet, kleiner ist als der entsprechende ventralwärts gelegene Winkel, so steht auch die Linse dieses Medianocellus nicht genau senkrecht, sondern etwas ventral geneigt zur Scheitelfläche.

Bei den der Häutung unterworfenen Insektenlarven kann man während der Vorbereitung zur Häutung die beiden Cuticulae beobachten, d. h. außen die noch nicht abgestreifte alte und unter ihr die neugebildete. In diesem Falle ist die letztere immer sehr weich und färbt sich mit Reagentien viel intensiver als die erstere; sie ist auch weniger stark pigmentirt und zeigt eine deutlichere Schichtung. Die Linse der neuen Cuticula ist, so lange die alte noch nicht abgeworfen, weniger stark nach außen vorgewölbt als später, vielmehr auf ihrer äußeren Oberfläche bedeutend abgeplattet (Fig. 25 *L*); die alte Cuticula ist auf der Zeichnung nicht ausgeführt.

An dem Rand der Linse, wo diese in die Cuticula übergeht, ist diese bei vielen Insekten (Apis, Fig. 27, Vespa, Cimbex, Fig. 26) eingebuchtet und erzeugt eine Art von mehr oder weniger tiefer Rinne, welche die ganze Linse umzieht. Diese Ausbuchtung ist durch eine pigmentirte Verdickung der Hypodermis (Iris) ausgefüllt.

Sowohl in der Cuticula als in der Linse kann man mit Leichtigkeit eine Schichtung unterscheiden, in so fern dies in der ersteren nicht durch starke Pigmentirung verhindert wird (Allanthus z. B.). Man kann in der Cuticula stets drei solche Schichten unterscheiden: die äußerste Schicht, welche als eine sehr dünne gelbe Lage über die ganze Cuticula und auch über die Linse ohne Veränderung hinzieht. Diese Schicht (Figg. 1, 24, 25, 26, 27) ist von Natur etwas gelblich und wird bei der Färbung der Schnitte meist nicht tingirt. Darauf folgt eine zweite Schicht. Sie ist in der Regel pigmentirt, hellgelb bis tiefbraun oder schwarz und verliert diese Pigmentirung erst beim Übergang in die Linse. Wo die Cuticula im Ganzen hell gefärbt ist (Cimbex grün, Perla schmutziggelb), findet sich um die Linse herum dennoch ein Ring dunkelpigmentirter Cuticula (Figg. 1, 25, 26). Die innerste Schicht endlich, welche unmittelbar an die Hypodermis angrenzt, ist meistens nicht pigmentirt. In verschiedenen Ocellen ist die Dicke der mittleren und inneren Schichten verglichen mit einander verschieden; bald ist die mittlere

bedeutend dicker als die innerste (Cimbex, Figg. 1, 26), bald ist es umgekehrt (Calopteryx, Fig. 24; Perla, Fig. 25). In der Linse fließen die beiden inneren Schichten zusammen und lassen sich von einander nicht abgrenzen. In der inneren Schicht ist stets eine feine senkrechte Streifung bemerkbar, zuweilen auch eine feinere Schichtung; in der mittleren Lage ist diese Struktur nur auf schwach pigmentirten Cuticulae bemerkbar; sie existirt jedoch, aller Wahrscheinlichkeit nach, überall. Man kann dies aus dem feineren Bau der Linse schließen, welche in ihrem äußeren Theil, — der Fortsetzung dieser Lage — ebenfalls fein geschichtet erscheint. Die innerste Lage färbt sich viel intensiver als die mittlere, was auch in der Linse zu bemerken ist, welche in ihrer äußeren Partie nicht so stark tingirbar ist als in der inneren. Die feine Schichtung der Linse tritt manchmal mit großer Deutlichkeit durch ihre ganze Dicke hervor (Cimbex, Perla, Fig. 25); in anderen Fällen erscheint nur die innere Partie der Linse deutlich geschichtet (Diptera). Nicht selten kann man beobachten, dass die einzelnen Schichten der Linse von einander abgeblättert sind, wodurch die lamellöse Zusammensetzung noch deutlicher hervortritt.

Der Verlauf der Schichten in der Linse wiederholt in der äußeren und inneren Partie die Umrisse der entsprechenden Oberflächen. Während die äußere Oberfläche der Linse immer glatt ist, erscheint die innere oft leicht gekerbt oder besitzt, wie das nämlich an den asymmetrisch gebauten Linsen der lateralen Scheitelocellen der Fall ist, beträchtliche Ausbuchtungen und Vorsprünge (Figg. 1, 24); hier wiederholen die Schichten alle diese Unebenheiten und zeigen mehr oder minder starke wellenartige Biegungen.

Wie erwähnt, kann man in der Cuticula außer der Schichtung noch eine senkrechte Streifung beobachten (Fig. 1). Ich glaube nicht, dass diese Erscheinung von Porenkanälen der Cuticula herkommen kann, weil diese Streifen nicht selten (z. B. bei Cimbexlarve, Fig. 1) bogenförmig durch die ganze Dicke der mittleren und inneren Schichten der Cuticula hinziehen; ferner fallen sie in der mittleren und inneren Lage nicht zusammen, sondern sind ganz unabhängig von einander und außerdem sind sie zu fein und nur bei Anwendung starker Vergrößerungen nachweisbar. Sie für Poren zu halten ist nicht möglich, weil sie auch keinen doppelten Kontour erkennen lassen, was für Poren nothwendig wäre. In der Cuticula trifft man Porenkanäle, aber viel gröbere, welche als Ausführgänge der in der Hypodermis eingeschlossenen Drüsen dienen, als Basalkanäle der Haare, Borsten etc.

Ich habe die feinere Struktur der Cuticula nicht näher untersucht. Man darf übrigens vermuthen, dass wir analoge Erscheinungen vor uns haben wie in den von anderer Seite[1] eingehender untersuchten Cuticulae der Crustaceen und Anneliden, sowie in dem Cellulosemantel von Cynthia. Die Streifung der Cuticula oder des Cellulosemantels wird dadurch erklärt, dass die Waben der Grundsubstanz sich an gewissen Stellen in gerader Linie anordnen. Diese feinere Struktur kann natürlich nur bei der Anwendung sehr starker Vergrößerungen nachgewiesen werden; bei schwacher Vergrößerung dagegen ist die wabige Struktur überhaupt nicht mehr mit Sicherheit erkennbar und die Stellen der regelmäßig angeordneten Waben erscheinen nur als feine Streifen.

Was die Porosität der Linse betrifft, welche für die Araneina von Gruber (1880) und Bertkau (1886) beschrieben wurde, so muss ich sie für die Insektenlinse auf das entschiedenste verneinen. Auch Grenacher (1879) weist darauf hin, indem er sagt, dass er die bei den Spinnen vorhandene Porosität der Linse bei Insekten nie gefunden hat. Ich habe die Ocellen von Araneinen nicht untersucht, und obgleich ich keinen besonderen Zweifel an der Richtigkeit der Untersuchungen genannter Forscher hege, will ich doch bemerken, dass auf den von ihnen gegebenen Figuren die fraglichen Poren entweder gar nicht abgebildet sind, oder als solche nicht erkannt werden können. Außerdem scheint es mir, dass das Vorhandensein von Poren in der Linse die Vollkommenheit derselben als lichtbrechenden Apparat stören müsste. Porenkanäle finden sich, wie bemerkt, in der Cuticula, aber sie gehen nicht auf die Linse über, eben so wenig wie das Pigment und die auf der angrenzenden Cuticula häufig in großer Menge vorhandenen Haare und Borsten (z. B. bei Apis).

In der Linse einiger Insekten sieht man kleine Hohlräumchen verschiedener Gestalt, welche hauptsächlich im Centrum angehäuft sind oder mehr in der inneren Partie. In der Linse des Ocellus von Apis ist das Vorkommen dieser Höhlen äußerst wechselnd (zuweilen fehlen sie gänzlich) und eben so ist ihre Zahl sehr verschieden. Ihr Aussehen erinnert auffallend an Spalten oder Sprünge, welche beim Austrocknen einer flüssigen Masse entstehen. Grenacher (1879, p. 59)

---

[1] O. Bütschli, Untersuchungen über Strukturen, insbesondere über Strukturen nichtzelliger Erzeugnisse des Organismus und über ihre Beziehungen zu Strukturen, welche außerhalb des Organismus entstehen. Leipzig 1898.

B. Sukatschoff, Über den feineren Bau einiger Cuticulae und der Spongienfasern. Diese Zeitschr. Bd. LXVI. 3. Heft. 1899.

beschreibt und bildet ab eine solche Erscheinung in der Linse des Ocellus von Vespa und erklärt ihr Auftreten als durch die Konservirung hervorgerufene Gerinnung und dabei entstandene Volumenänderung.

Ganz anderer Art sind die Hohlräumchen in der Linse des Ocellus der Cimbexlarve (Fig. 2). Hier sind sie von bestimmter Form, fast alle von gleicher Größe und mit einer gewissen Regelmäßigkeit angeordnet, kreisförmig, entsprechend der Gestalt der Linse. Sie sind hauptsächlich um den Mittelpunkt der Linse koncentrirt und werden gegen die Peripherie immer seltener. Die Hohlräumchen sind meist etwas länglich oval; sie liegen entweder vereinzelt oder zu zweien, eng an einander gerückt, so dass nur ein schmales Brückchen von Linsensubstanz zwischen ihnen bleibt; die einander zugewandten Seiten zweier solcher Räumchen sind abgeplattet, während die abgewendeten mehr oder weniger gewölbt sind. Diese Hohlräumchen sind sehr winzig (0,002 mm) und nur bei Anwendung der Immersion bemerkbar.

Landois (1866, p. 31) erwähnt in der Linse von Schmetterlingsraupen feine Fasern mit einem 0,004 mm großen Kern, welche kreisförmig um den Mittelpunkt der Linse angeordnet sein sollen. Er giebt nichts Genaueres an, weder über die Herkunft noch über die Natur dieser Fasern. Diese Angabe erscheint mir sehr zweifelhaft, um so mehr als ich nichts derart in der Linse der Raupen beobachtet habe. Pankrath (1890), der diese Augen sonst sehr genau untersucht und geschildert hat, erwähnt diese Thatsache auch nicht.

Die Linse, wie die Cuticula überhaupt, ist ein Produkt der Hypodermis. Auf frühen Stadien ist die Linse von der allgemeinen Cuticularbedeckung noch nicht unterschieden (Figg 29, 33). Später wird die Cuticula fortdauernd von der gewöhnlichen Hypodermis abgesondert, die Linse dagegen wird von dem aus letzterer differenzirten Glaskörper gebildet. Bei der Entwicklung des Ocellus von Apis mellifica sehen wir, dass die erste Andeutung der Linse sehr spät erscheint. Wenn der Ocellus der Puppe schon sehr weit in seiner Entwicklung fortgeschritten ist, so dass sich schon das Pigment in den Retinazellen und der Iris abgelagert hat und die Stäbchen schon ausgebildet sind, existirt die Linse noch nicht, oder erscheint höchstens als kaum bemerkbare Verdickung der Cuticula, welche kontinuirlich in die angrenzende übergeht (Fig. 36). Erst nach der vorletzten Puppenhäutung erhält die Linse eine bedeutende Stärke, welche jedoch hinter der Dicke der definitiven Linse noch zurück-

bleibt, indem besonders die innere dem Glaskörper zugewendete Partie noch schwach entwickelt ist. Erst bei dem Ausschlüpfen des Imago aus der Puppe (der letzten Häutung) erscheint die Linse vollentwickelt (Fig. 27). Auf allen diesen allmählichen Stadien kann man den Zusammenhang zwischen der Entwicklung der Glaskörperschicht und der Linse verfolgen. Während der Glaskörper der jungen Puppe eine sehr hohe (0,125—0,130 mm) Zellschicht darstellt (Figg. 29, 30, 32, 33, 34, 36), die Linse dagegen sich fast gar nicht von der Cuticula unterscheidet, hat ersterer bei der erwachsenen, zum Ausschlüpfen bereiten Puppe bedeutend an Dicke abgenommen. Die Linse aber ist umgekehrt sehr dick geworden. Der Imagozustand der Biene schließlich zeigt uns eine sehr niedrige (0,005 mm) Schicht von Glaskörperzellen und eine Linse von gewaltig entwickelter (0,140 mm) proximaler Hervorwölbung (Fig. 27). Indem wir die Maße dieser beiden Theile vergleichen, finden wir, dass die Dicke der Linse des Imago im Ganzen fast genau mit der Dicke des Glaskörpers und der Linse der Puppen übereinstimmt.

Daraus wird klar, dass beim Übergang in den Imagozustand die Linse nachträglich auf Kosten der Glaskörperschicht gebildet wird.

3. Hypodermis in der Umgebung des Ocellus.

Ehe wir zur Besprechung des Glaskörpers übergehen, wollen wir den Bau der dem Ocellus benachbarten Hypodermis, aus welcher der Glaskörper entsteht und mit welcher er in stetem Zusammenhang bleibt, kurz besprechen.

Die Hypodermis umkleidet überall den Körper unmittelbar unter der Cuticula und besteht aus hohen prismatischen Zellen mit in der Mitte liegendem Kern. Außer diesen gewöhnlichen Zellen sind in der Hypodermis noch Drüsenzellen vorhanden, zuweilen von sehr bedeutender Größe, so dass sie mit ihren proximalen Enden über die Hypodermisschicht hervorragen. An der Grenze von Hypodermis und Ocellus verdickt sich die erstere und bildet einen Wulst (Figg. 24, 27, 33, 35, 36 *Ir*), der manchmal zu einer Falte gebogen ist (Fig. 26) und in die rinnenförmige Einschnürung zwischen Linse und Cuticula hineinreicht. Diese Stelle der Hypodermis erscheint immer mehr oder minder stark pigmentirt und unterscheidet sich im Bau ihrer Zellen etwas von der übrigen Hypodermis. Die Zellen sind nämlich höher und stehen zum Rand der Linse senkrecht eben so wie die Zellen der Hypodermis zur Cuticula senkrecht stehen. Die Lage dieses Theiles der Hypodermis um den Ocellus herum und seine

Pigmentirung geben Veranlassung, denselben als eine Art von Iris anzusehen, wie wir diesen Theil, der Kürze wegen, auch fernerhin nennen werden.

4. Der Glaskörper.

Die Glaskörperzellen sind etwas verschieden im Ocellus von Larven und Puppen (Perla, Cimbex, Apis) und in Ocellen des Imago gebaut. Im ersteren Falle (Figg. 4, 5, 25, 26, 29, 30, 32, 33, 34, 35, 36 *Glk*) erscheinen sie als stark verlängerte prismatische Gebilde oder besser gesagt abgestutzte Pyramiden, weil der Basaltheil der Glaskörperzellen an der Retina etwas breiter ist als der distale an die Linse grenzende). Die Glaskörperzellen liegen sehr dicht an einander und erscheinen im Querschnitt als polygonale fünf- oder sechseckige Gebilde (Fig. 3). Den Kern sieht man immer mit genügender Deutlichkeit: er ist verhältnismäßig klein und befindet sich in der basalen Partie der Zelle, welche der Retina zugewendet ist.

Der Glaskörper des Imago unterscheidet sich bei den von mir untersuchten Insekten (Apis, Allanthus, Eristalis, Syrphus, Leria) von dem eben beschriebenen der Larven und Puppen durch geringere Höhenentwicklung seiner Zellen (Fig. 27). Sie sind sehr niedrig; ihre Höhe übertrifft nicht ihre Breite, oft ist das Umgekehrte der Fall. Im Querschnitt erscheinen sie ebenfalls als dicht an einander liegende fünf- oder sechseckige Gebilde.

Thompson (1878, p. 578) leugnet die Existenz der Glaskörperschicht im Ocellus von Eristalis tenax; nach seiner Meinung soll die Retina der Linse unmittelbar anliegen. Indessen ist diese Angabe irrig: die Glaskörperschicht ist im Ocellus von Eristalis eben sowohl vorhanden wie bei allen Insekten.

Die von Graber (1880, p. 64—65), Purcell (1894, p. 8) und Hentschel (1899) beschriebene sogenannte »präretinale« Membran konnte ich nur bei Dipteren finden; bei anderen von mir untersuchten Insekten habe ich nichts davon gesehen. Im Ocellus von Eristalis und Syrphus kann man wirklich das Vorhandensein einer besonderen durchsichtigen Membran, welche zwischen Retina und Glaskörper eingeschaltet ist, beobachten. Diese Membran wird aus zwei Lagen sehr platter Zellen gebildet und die Ränder beider Lagen gehen in einander über. Normaler Weise liegen ihre beiden Lagen dicht an einander und sind nur auf Axialschnitten durch den Ocellus, auf welchen die Membran aus ihrer normalen Lage gebracht wurde,

zu erkennen. Die beiden Lagen sind dann gegen einander verschoben und offenbaren dadurch ihre doppelte Bildung.

Was den Bau dieser Membran betrifft, so ist sie bei den Dipteren, im Gegensatz zu dem, was Graber und Hentschel bei Araneinen und Myriapoden fanden, nicht strukturlos homogen, sondern zelliger Natur; die zu ihr gehörigen Zellen sind sehr stark abgeplattet und nur an der Stelle, wo der Kern liegt, etwas angeschwollen, so dass sie auf dem Längsschnitt sichelförmig erscheinen. Diese Zellen sind sehr groß und äußerst flach, daher trifft man die Kerne in großer Entfernung von einander und auf ungünstigen Schnitten können sie gar nicht getroffen sein; darauf beruht wahrscheinlich die Annahme, dass diese Membran der Zellen entbehrt.

Bei anderen Insekten habe ich eine solche »präretinale« Membran nicht gefunden und überhaupt keine scharfe Grenze zwischen Glaskörper und Retina bemerkt. Während bei Hymenopteren und Dipteren die Glaskörperschicht als eine gesonderte Schicht zum Vorschein kommt, finden wir bei anderen Insekten (z. B. Cimbexlarve, Figg. 5, 26, Calopteryx, Fig. 24, Perlalarve, Figg. 4, 25), dass die Glaskörperschicht keineswegs von den distalen Enden der Retinazellen scharf abgesetzt ist. Ihre Zellen schieben sich vielmehr zwischen diese und reichen manchmal sehr weit, so dass wir auf Querschnitten durch die distale Partie der Retinazellen die Querschnitte der basalen Enden der Glaskörperzellen (*glk*) finden (Fig. 11).

Als etwas eigenthümlich muss ich hier den Glaskörper des Ocellus der Cimbexlarve besonders erwähnen. Überhaupt zeigen diese Ocellen, im Vergleich mit anderen, viel Eigenthümliches in ihrem Bau, worauf ich noch hinweisen werde. Die Glaskörperzellen des Ocellus der Cimbexlarve unterscheiden sich von denjenigen anderer Ocellen mit hohen Glaskörperzellen nicht wesentlich; sie besitzen nur an ihrem distalen Ende, unweit von der Linse, eine halsartige Einschnürung (Figg. 5, 26). Das distale, der Linse anliegende Ende verbreitet sich wieder schirmförmig. In den durch diese Einschnürungen entstandenen Zwischenräumen liegen noch andere ziemlich große abgerundete Zellen mit deutlichem Kern (Figg. 5, 26 *Erz*). Außerdem ist das distale Ende der Zelle etwas eigenthümlich beschaffen: es besitzt eine Art von dünnem Alveolarsaum (Fig. 5 *s*), bestehend aus sich dunkel färbenden Protoplasmabälkchen und dazwischen liegenden Alveolarräumen.

5. Die Retina.

Die Retinazellen sind stark in die Länge gezogene spindelförmige, d. h. an beiden Enden zugespitzte Zellen. Das distale Ende ist gewöhnlich länger ausgezogen, das basale dagegen verjüngt sich rasch. Dies hängt damit zusammen, dass der recht große Kern näher dem proximalen Ende liegt; die Stelle aber, wo der Kern sich befindet, ist immer die breiteste und etwas angeschwollen. Die distalen Enden der Retinazellen, welche dem Glaskörper zugewendet sind, enthalten die Stäbchen, während die proximalen direkt in die Fasern des Nervus opticus übergehen. Der Kern der Retinazelle zeichnet sich stets durch seine bedeutenden Dimensionen aus, im Vergleich zu den Kernen anderer Zellen, welche in die Bildung des Ocellus eintreten. Daher sind die Kerne der Retinazellen immer leicht zu beobachten. Sie sind entweder ganz kugelig oder ellipsoidisch; stets mit deutlichem Nucleolus (Figg. 4, 7, 8). Das Protoplasma der Retinazellen ist in der Regel fein längsfaserig strukturirt (Figg. 7, 8).

Von besonderer Wichtigkeit ist nun, dass die Retinazellen nicht gleichmäßig vertheilt, sondern zu Gruppen von je zwei, drei und vier Zellen vereinigt sind; mehr als vier Zellen einer Gruppe habe ich in den Ocellen der Insekten nicht beobachtet. Am häufigsten trifft man zwei und drei Zellen. In den Ocellen gewisser Arten finden wir stets eine konstante Zahl von Zellen in jeder Gruppe (zwei bei Perlalarve, Figg. 11, 12, vier bei Cimbexlarve, Fig. 14); in anderen eine verschiedene Zahl (Apis je zwei oder drei, Fig. 13; Calopteryx zwei, drei und vier, Fig. 10). Diese Gruppirung ist sehr deutlich, vor Allem auf den Querschnitten oder dort, wo die einzelnen Gruppen in einiger Entfernung von einander stehen und der Zwischenraum zwischen ihnen von jenem Zwischengewebe erfüllt ist, von welchem unten die Rede sein wird (z. B. Cimbexlarve, Fig. 26).

Wie bekannt, sind die Meinungen über die Bildung von Gruppen der Retinazellen in den Ocellen der Arthropoden verschieden: einige Autoren leugnen diese Gruppirung der Retinazellen (GRENACHER, BERTKAU), andere dagegen gestehen diese Thatsache zu (LANKESTER für die Skorpione, PURCELL für Phalangiden, PATTEN für die Aciliuslarve). GRENACHER, als Vertreter der ersteren Ansicht, macht dabei einige nicht zutreffende Angaben. Er schreibt z. B. den Retinazellen zum Theil zwei, selbst drei Kerne zu, während diese Kerne in Wirklichkeit einer ganzen Gruppe angehören; ferner nimmt

er an, dass jedes Stäbchen das Erzeugnis von nur einer einzigen Zelle sei, so komplicirt es auch gebaut sein kann.

Indessen ist die Anordnung der Retinazellen in Gruppen (Retinulae) für mich außer Zweifel, da man sich von diesem Thatbestand leicht an jedem mehr oder weniger günstigen Querschnitt der Retina überzeugen kann.

6. Das Stäbchen.

Wie oben schon erwähnt, enthalten die distalen Enden der Retinazellgruppen (Retinulae) sogenannte Stäbchen. Die Stäbchen bilden sich an den Berührungsstellen der zu einer Gruppe vereinigten Retinazellen. Damit hängt auch die Form des Stäbchens zusammen. Wenn die Retinula nur aus zwei Zellen besteht (wie wir das sehr oft in der Retina von Apis, Perla oder Calopteryx sehen, Figg. 11, 12, 13), so besitzt das Stäbchen die Gestalt eines Plättchens (oder richtiger zweier meist ununterscheidbar verwachsener Plättchen, da jede Retinazelle eine Hälfte des Plättchens liefert); wo die Retinula aus drei Zellen besteht, erscheint das Stäbchen aus drei Plättchen zusammengesetzt, welche mit einander unter bestimmten Winkeln verschmolzen sind (Figg. 10, 13). Im Querschnitt erscheinen die ersterwähnten plattenförmigen Stäbchen als eine gerade Leiste, die zweiten — als dreieckige sternartige Figuren. Im Ocellus der Cimbexlarve (Fig. 14) wird jede Retinula von vier Retinazellen gebildet; dem entsprechend erscheint das Stäbchen aus vier halben Cylindermänteln zusammengesetzt; im Querschnitt bekommen wir eine viertheilige hufeisenförmige Figur, deren Arme zur äußeren Fläche der Retinazelle gerichtet sind und welche mit ihren gewölbten Theilen im Mittelpunkt der Retinula unter einander verschmolzen sind. Endlich liegen in dem Ocellus der Dipteren (Eristalis tenax, Syrphus, Fig. 17, Leria serrata) die distalen Enden der Retinazellen sehr dicht an einander, so dass jede dicht und allseitig an ihre Nachbarinnen angrenzt. Im Querschnitt dieser Region berühren sich die Retinazellen dicht mit einander als sechseckige Gebilde (Fig. 15). Dem entsprechend nehmen die Stäbchen die Form ausgehöhlter sechseckiger Prismen an, deren Boden und Deckel offen ist, und die im Querschnitt als ein regelmäßiges zusammenhängendes Netzwerk von Sechsecken sich zeigen.

Da die Stäbchen nur an Stellen gebildet werden, wo sich die Retinazellen seitlich berühren, so ist die Frage, wie weit sie in proximaler Richtung hinziehen, von selbst gelöst. Dort, wo die ein-

zelnen Retinazellen, welche an der Zusammensetzung einer Retinula Theil nehmen, aus einander weichen, was ungefähr in der Höhe der Kerne stattfindet, dort hören auch die Stäbchen auf, indem sie allmählich in die Zellmembran von gewöhnlicher Dicke übergehen. Da die distalen Enden der Retinazellen sich auf eine beträchtliche Strecke berühren, so nehmen die Stäbchen beinahe $^2/_3$ der ganzen Zellenlänge ein. Dieses Verhältnis bleibt auch an dem peripherischen Rande des Ocellus bestehen, wo die Retinazellen viel kürzer sind als in der Centralpartie, weil dort auch die Stäbchen entsprechend kürzer sind.

Dem über die Stäbchen Bemerkten wäre noch hinzuzufügen, dass die Stäbchen der mittleren und basalen Partie der Retinula ihrer Breite nach der Gesammtbreite der sich berührenden Zellen entsprechen, welche sie erzeugen; am distalen Ende verschmälern sie sich mehr und wir bekommen dadurch das Bild, welches auf den Figuren 11 und 12 dargestellt ist. Auf Fig. 12 sehen wir, dass auf den Querschnitten durch die mittlere und proximale Partie der Stäbchen diese letzteren die Grenze bilden zwischen den Retinulazellen auf der ganzen Ausdehnung ihrer Berührungslinien, während der Querschnitt durch die distale Spitze der Retinazellen (Fig. 11) uns zeigt, dass hier das Stäbchen nur einen Theil der Berührungslinie bildet, und zwar den mittleren oder axialen Theil; nach außen von ihm dagegen grenzen die Retinazellen mit ihrer gewöhnlichen Oberfläche an einander.

Auf macerirten und zerklopften Präparaten der Ocellen der Bienenpuppe begegnet man zuweilen einzelnen Retinulae mit zerstörter basaler Partie (Fig. 16), so dass das basale Ende des Stäbchens hervorragt. Dieses freie basale Stäbchenende erscheint nun in der Regel wellenartig oder zickzackartig hin und her gebogen. Diese Erscheinung dürfte dafür sprechen, dass das Stäbchen in normalem Zustand, im Zusammenhang mit den übrigen zugehörigen Zellen der Retinula und den übrigen Bestandtheilen des Ocellus gewissermaßen der Länge nach gespannt ist.

Wir finden also, dass man die einzelnen Stäbchen nicht, wie Grenacher meint, für Erzeugnisse je einer einzigen Retinazelle ansehen kann; sie sind ein Produkt der Ausscheidung einer Gruppe von zwei oder mehreren Retinazellen (Retinula), und stellen also ein eben so charakteristisches Rhabdom dar, welches aus einzelnen Rhabdomeren zusammengesetzt ist, wie die Rhabdome, welche im facettirten Auge innerhalb jeder Retinula angetroffen werden.

Das Protoplasma der Retinazellen ist in der Nachbarschaft der Stäbchen etwas anders beschaffen. Hier bemerkt man nämlich, dass dem Stäbchen entweder eine ganz dünne Schicht besonders großer Waben anliegt (Calopteryx, Fig. 6), welche wir als eine Alveolarschicht bezeichnen können, oder man beobachtet beiderseits des Stäbchens eine breite, mehr als die Hälfte der Zellenbreite einnehmende Zone, mit deutlicher querer Anordnung der Waben (Perla, Figg. 4, 11, 12 *a*). Diese letztere Zone charakterisirt sich noch dadurch, dass sie viel schwächer gefärbt wird als das übrige, die Peripherie der Zelle bildende Protoplasma, welches seinerseits aus längsangeordneten Waben besteht.

7. Der Sehnerv.

Das basale Ende jeder Retinazelle geht in eine Faser des Nervus opticus über. Feine, gut gelungene und gut geführte Axialschnitte, sowie auch Macerationspräparate lehren uns, dass jeder Retinazelle eine Nervenfaser zugehört (Figg. 7, 17). Da das Stäbchen immer an den Berührungsstellen der distalen Theile der Retinazellen einer Gruppe (oder Retinula) auftritt, also zwischen die Zellen der Retinula eingeschlossen ist, so kann keine Rede sein von einer direkten Verbindung des Stäbchens mit einer Faser des Opticus.

Unter den Insektenocellen wurden bis jetzt nirgends invertirte beobachtet, wie das bei einigen Arachnoideen und Crustaceen der Fall ist; in den Ocellen aller untersuchten Insekten verbinden sich die Nervenfasern mit den basalen Enden der Retinazellen.

Ich kann aus den Präparaten mit voller Bestimmtheit schließen, dass, wie gesagt, das basale Ende jeder Retinazelle unmittelbar und kontinuirlich in eine Nervenfaser übergeht. Ob in dem Leib der Retinazelle noch eine Fortsetzung der Faser besteht, ist schwer zu entscheiden. Nur in den Retinazellen des Ocellus von Calopteryx splendens fand ich sichere Beweise dafür, dass die Nervenfaser nicht nur einfach in die Retinazelle übergeht, sondern dass in deren Inneren ein Gebilde zu sehen ist, welches sich ziemlich tief in die Retinazelle verfolgen lässt und wie eine Fortsetzung der Faser erscheint. Bei seitlicher Betrachtung der Retinazellen bemerken wir eine helle, ziemlich breite (0,008 mm) Linie (Fig. 18 *N.opt.*), welche die Fortsetzung der Faser des Nervus opticus darstellt und in der Retinazelle hinzieht, auf mehr als $^2/_3$ ihrer Länge. Auf den Querschnitten durch die Retinazelle (Fig. 19) sehen wir neben dem Kern der Retinazelle den Querschnitt durch die Nervenfaser (*N.opt.*). Die Fort-

setzung der Nervenfaser in der Retinazelle verläuft zunächst im basalen Theile der Zelle innerlich und streicht dicht neben der Oberfläche des Kernes vorbei, distal, vor dem Kern, tritt sie an den inneren Rand der Zelle, wo sich ja auch das gemeinsame Rhabdom ausbildet.

Die Verbindungsart der Nervenfaser mit der Retinazelle, welche BERTKAU (1886, p. 627) im Ocellus gewisser Spinnen beschreibt, wonach die Nervenfaser sich nicht mit dem basalen Ende der Retinazelle verbindet, sondern in dieselbe etwas höher, in der Kerngegend, eintritt, habe ich in Ocellen von Insekten nicht beobachtet. Eben so habe ich von der Verbindungsart der Nervenfasern mit den Retinazellen, welche PATTEN (1887 [2]) beschreibt, nichts beobachtet. Die Nervenfasern sollen nach PATTEN die Retinazelle umspinnen, d. h. sie dringen zwischen die Zellen ein und breiten sich an deren Oberfläche aus, indem von ihrem Hauptstamm, der längs verläuft, seitliche Zweige abgehen, nach Art der Endigung der Nervenfasern in den Muskelzellen bei gewissen Vertebraten.

Die einzelnen Nervenfasern eines Ocellus, welche die Retinazellen innerviren, vereinigen sich in ihrem rückwärtigen Verlauf gegen den Sehnerv zu mehr oder weniger dicken Bündeln, die schließlich zum Nervus opticus zusammentreten. Der Nerv jedes Ocellus zieht entweder selbständig bis zum Gehirn oder vereinigt sich unweit vom Ocellus mit den beiden anderen zu einem gemeinsamen Nerv (Diptera). Der Zerfall des Opticus in einzelne Bündel und das Auseinanderweichen der letzteren in einzelne Fasern — entsprechend der Zahl der Retinazellen — findet unweit von der Eintrittsstelle des Opticus in den Ocellus statt. Die axialen Fasern ziehen direkt zu den axialen Retinazellen, die seitlichen, viel längeren Fasern dagegen biegen äquatorial aus und treten successive mit den Retinazellen in Verbindung. Je weiter sich diese gegen den Äquator ziehenden Bündel der Nervenfasern von der Achse des Ocellus entfernen, desto mehr nimmt ihre Dicke ab, indem sie successive Fasern zu Retinazellen abgeben (Figg. 25, 26, 27, 36). Die einzelnen Nervenfasern treten in den Bündeln nur zusammen, verschmelzen dagegen nicht etwa unter einander.

Die Optici gehen vom hinteren Theil des Gehirns aus und ziehen schief nach vorn und dorsal zu den Ocellen (Textfig. 6, p. 611). Der Opticus des medianen Ocellus entspringt aus dem Gehirn stets mit zwei Wurzeln (Textfig. 7, p. 612), die sich jedoch zu einem Stamm vereinigen; zwischen diesen beiden Wurzeln tritt eine große Trachee

hindurch, welche über das Gehirn in den vorderen Theil des Kopfes zieht und dort in eine Anzahl von Ästchen zerfällt. Der Nervus opticus ist von einer Hülle umkleidet. Diese Hülle hat denselben Bau wie die Hülle (Membran), welche den gesammten Ocellus umkleidet und welche ich weiter unten noch eingehender besprechen werde. Von dieser Hülle entspringen Fortsätze nach innen, welche um jede Nervenfaser eine eigene, höchst feine Hülle bilden, von deren Anwesenheit man sich leicht auf den Querschnitten (Fig. 23) überzeugen kann. Auf dünnen Querschnitten durch den Nerven oder seine Zweige bekommt man daher ein Netzwerk zu Gesicht, welches von diesen Hüllen gebildet wird; die scheinbaren Zwischenräume dieses polygonalen Netzwerkes sind nichts Anderes als eben die einzelnen Nervenfasern, welche sich stets viel schwächer färben als die Hüllsubstanz. Auf der Fig. 23 sind die Nervenfasern, der Übersichtlichkeit wegen, nicht entsprechend dem wirklichen Thatbestand, mit viel dunklerer Farbe gezeichnet. Auf dieser Figur sieht man stellenweise neben den Querschnitten durch die Nervenfasern große Kerne der Zwischengewebszellen (*N*).

8. Das Zwischengewebe.

Zwischen den Retinazellen des Ocellus finden sich indifferente Stütz- oder Zwischenzellen, welche wir in ihrer Gesammtheit »das Zwischengewebe« nennen wollen. Die Zellen dieses Gewebes (Fig. 20) sind kugelig, birn- oder spindelförmig, mit deutlichem Kern. Der Raum der Zelle wird in der Regel nicht vollständig von Protoplasma erfüllt, es verbreitet sich vielmehr an deren Wand und bildet Züge, welche den Zellraum in verschiedenen Richtungen durchziehen und den Kern, welcher gewöhnlich im Centrum der Zelle liegt, halten; der Kern kann auch wandständig sein. Anscheinend sind diese Zellen außerdem mit einem flüssigen Inhalt gefüllt, aus dem sich schwach färbenden Niederschlag zu schließen, welcher den Eindruck einer geronnenen Flüssigkeit macht. Charakteristisch für die Mehrzahl dieser Zellen sind die feinen Ausläufer, welche entweder von beiden zugespitzten Enden oder von drei Ecken der Zelle abgehen, je nach der Beschaffenheit der Zelle. Diese zarten Ausläufer ziehen zwischen den Retinazellgruppen hin und lassen sich manchmal sehr weit in distaler Richtung verfolgen.

Ihrer morphologischen Bedeutung nach sind diese Zellen sehr wahrscheinlich derselben Natur wie diejenigen, welche wir in den Augen von Würmern und Mollusken zwischen den Sinneszellen an-

treffen und welche als »Sekretzellen«, »Gallertzellen« oder »Stützzellen« gedeutet werden. Sie differenziren sich, natürlich, wie die übrigen Zellen des Ocellus, aus den Hypodermiszellen. Auf früheren Entwicklungsstadien, wo die einzelnen histologischen Elemente des Ocellus noch nicht differenzirt sind, liegen diese Zellen in einer Reihe mit den Glaskörper- und Retinazellen, wie es in dem primitiver gebauten Auge der Würmer und Mollusken zeitlebens bleibt. Erst später, bei fortschreitender Entwicklung des Ocellus werden sie basalwärts gedrängt und nehmen ihre definitive Lage in der basalen Partie des Ocellus zwischen den Retinazellen und zwischen den Nervenfasern ein.

Während die Glaskörperzellen sehr dicht einander anliegen, mit ihren Rändern sich berührend, sind die Retinazellen nur dort dicht zusammengerückt, wo sie zusammen eine Retinula bilden. Das ist auch der Fall bei Dipteren, wo die sämmtlichen Retinazellen mit ihren distalen Enden ebenfalls dicht an einander liegen. In beiden Fällen sind es jedoch nur die distalen, stäbchenbildenden Enden der Zellen, welche sich dicht berühren; basalwärts weichen die Zellen meist aus einander und die dadurch entstandenen Lücken zwischen ihnen sind eben durch das Zwischengewebe erfüllt. In der Regel sind die distalen Enden der Retinulae einander so dicht genähert, dass sich zwischen sie nur die oben erwähnten zarten aufsteigenden Ausläufer der Zwischenzellen erstrecken können als äußerst feine Fasern. In der basalen Partie weichen die Enden der Retinazellen und besonders die der Retinulae weiter aus einander und es finden hier die Zwischenzellen ihren Platz.

Die Ausläufer der Zwischenzellen anastomosiren mit einander; wir sehen daher auf Querschnitten durch die proximale Partie der Retina (Figg. 21, 22) nicht selten wie die einzelnen Retinazellen durch ein feines, oft sich auflösendes Netzwerk dieser Ausläufer allseitig umhüllt werden.

Graber (1880, p. 68, 71—72) und Bertkau (1886, p. 598 und 605) beschreiben in Spinnenocellen besondere bipolare Ganglienzellen, welche, nach der Meinung Graber's, als Vermittler zwischen der Nervenfaser und der Retinazelle dienen, oder — mit anderen Worten — die Nervenfaser bilde, bevor sie zur Retinazelle trete, eine ganglienzellenartige Verdickung. Grenagher (1880, p. 323—424) bezweifelt die Existenz dieser Ganglienzellen. So viel ich nach den Zeichnungen von Graber und Bertkau schließen kann, sind diese Zellen, nach Bau und Lage, die eben beschriebenen Zwischenzellen.

Grenacher hat in so weit Recht, als er die Deutung dieser Zellen als Ganglienzellen für falsch hält; er irrt sich aber, indem er ihre Existenz überhaupt leugnet. Auf Grenacher's Zeichnungen liegen die Retinazellen immer ganz dicht beisammen, ohne Platz für andere Elemente zu lassen.

Beim Zerklopfen von Macerationspräparaten werden die Kerne dieser Zellen leicht isolirt und schwimmen dann herum. Wenn es die Kerne von Ganglien- oder Retinazellen wären, so würden sie nicht so leicht isolirt werden können, während sie aus den Zwischenzellen ohne Mühe herausgebracht werden, dank des blasenförmigen Baues und des geringen Protoplasmainhaltes derselben.

Die Deutung dieser Zellen als Ganglienzellen führte Graber zu einem scharfsinnigen und weitgehenden, aber irrthümlichen Vergleich der Retinula mit einem einzelnen Element des Gehörapparates der Acrididae.

9. Die Umhüllungsmembran des Ocellus.

Um die Beschreibung der histologischen Elemente des Ocellus abzuschließen, verbleibt uns noch die Besprechung der Membran, welche den ganzen Ocellus äußerlich umgiebt. Diese Membran setzt sich einerseits unterhalb der allgemeinen Hypodermisschicht des Kopfes und andererseits auch auf den Nervus opticus und das Gehirn fort (Figg. 24, 25, 26, 29, 36 *Mbr*). In ihrer den Ocellus umhüllenden Partie unterscheidet sie sich zuweilen nur durch sehr starke Pigmentirung von ihrer sonstigen Ausbreitung. Dieses Pigment, wie das der Iris, der die Linse umgrenzenden Cuticula und der einzelnen Retinazellen dient offenbar dazu, um die seitlichen Lichtstrahlen zu absorbiren.

Diese Umhüllungsmembran wurde von allen Autoren, welche sich mit der Untersuchung der Arthropodenocellen beschäftigten, beschrieben. Nur Pankrath (1890, p. 696) leugnet sie am Ocellus der Raupen, worin er sich jedoch sicher irrt. Poletajew (1886, p. 46) konnte sie bei Phryganiden auch nicht auffinden.

Ich muss betonen, dass diese Membran, im Gegensatz zu jener der Ocellen der Myriapoden und Arachnoideen, bei den Insekten nicht strukturlos und homogen erscheint, sondern aus Zellen besteht, welche der inneren Oberfläche des Ocellus dicht anliegen (Fig. 25 *Mbr*). Die Membran ist dünn und von gleicher Dicke auf ihrer ganzen Ausdehnung; ihre Zellen sind sehr groß und flach, so dass sie auf Schnitten nur an der Stelle, wo der Kern liegt, und die Zelle

dadurch etwas angeschwollen erscheint, mit Sicherheit nachgewiesen werden können. Von der Fläche gesehen, erscheinen sie als große polygonale Zellen mit centralliegendem Kern. Die Membran ist also ähnlich der zwischen Glaskörper und Retina bei gewissen Insekten liegenden »präretinalen« Membran beschaffen.

10. Das Pigment.

Pigment findet sich hauptsächlich in den Retinazellen, doch begleitet es auch die davon ausgehenden Nervenfasern des Opticus noch ziemlich weit. Pigmentirt erscheinen auch diejenigen Theile der Hypodermis, welche in Form einer bedeutenden Verdickung die Linse allseitig umgeben (sog. Iris); doch sind die ebengenannten Theile nie so stark pigmentirt als die Retinazellen (Figg. 24, 25, 27). Sehr stark pigmentirt (bis tief-schwarz) ist ferner die vorhin erwähnte Membran, welche den ganzen Ocellus als dicht anliegende Hülle umgiebt (Fig. 24 *Mbr*) und sich dann unpigmentirt unter der Hypodermis fortsetzt. Auch die Fortsetzung dieser Membran auf den Opticus ist durchaus pigmentirt und erst beim Eintritt des Sehnerv in das Gehirn hört die Pigmentirung auf.

Das Pigment tritt entweder in Form ziemlich großer Körner (Perla, Figg. 4, 25, Cimbex, Figg. 5, 14) auf, oder in ziemlich kleinen (Apis, Figg. 7, 8, 9, 13, 16, 27, 36, Calopteryx, Fig. 24), oder in sehr feinen (Syrphus, Figg. 15, 17). Mit der verschiedenen Größe der Pigmentkörner hängt auch ihre Farbe gewissermaßen zusammen: wo die Pigmentkörner sehr groß sind, sind sie schwarz, kleinere Körner sind braun und ganz kleine endlich hellbraun, ja gelb gefärbt.

Die Vertheilung des Pigmentes zwischen den Fasern des Nervus opticus ist sehr unregelmäßig; wir treffen sowohl einzelne Körner als auch hier und da ganze Gruppen von solchen; meistens sind sie jedoch vereinzelt in großem Abstand von einander und werden mit der Entfernung von der Retina immer seltener.

Die Zellen der Iris sind am gleichmäßigsten pigmentirt; sie sind durchaus von Pigment erfüllt (Figg. 24, 25, 27).

In der Retina ist das Pigment nicht in besonderen Zwischenzellen abgelagert, sondern in den Retinazellen selbst. Die wenigen Ausnahmen hiervon sollen weiter unten noch besprochen werden. Das Pigment koncentrirt sich gewöhnlich in dem Theil der Retinazelle, welcher die Stäbchen bildet. Wenn wir z. B. Querschnitte durch die Retinazellen des Ocellus von Apis betrachten (Fig. 13), so

finden wir jederseits des Stäbchens ein Häufchen von Pigmentkörnern in jeder der beiden Retinazellen, welche das Stäbchen erzeugen. Auf dem Querschnitt durch die Retina des Ocellus von Syrphus (Fig. 15), wo wir sechseckige Stäbchen vorfinden, ist das Pigment in der gesammten peripherischen Zone der Retinazellen vertheilt, indem es die sechseckige Figur des Stäbchens wiederholt. Die Thatsache, dass sich beiderseits der Stäbchenwände je ein Streifen von Pigment findet, liefert den Beweis, dass das Pigment nicht etwa zwischen den Retinazellen liegt, sondern in sie eingeschlossen ist. Selten ist das Pigment regelmäßig durch die ganze Länge der Retinazelle vertheilt; in den meisten Fällen sammelt es sich entweder in ihrer distalen oder in ihrer proximalen Partie. Wenn wir z. B. einen seitlichen Ocellus der Biene betrachten (Fig. 36), so finden wir, dass das Pigment in der der Kopfseite zugewendeten Region des Ocellus fast bis zum Distalende der Retinazelle emporreicht, während es in der dem Medianocellus zugewendeten Region in die basale Partie der Retinazelle hinabsteigt. In dem Medianocellus der Biene (Fig. 27) ist das Pigment der peripheren Retinazellen in dem Stäbchentheil koncentrirt, in den axialen Retinazellen dagegen in den basalen Abschnitten (vgl. auch die Texfig. 6, p. 611).

Hinsichtlich der »Ausnahmen« von dem Angegebenen, sind besonders die Ocellen von Calopteryx splendens und der Cimbexlarve zu erwähnen. Die Retinazellen der Ocellen von Calopteryx splendens (Fig. 24) sind ganz frei von Pigment, es koncentrirt sich ausschließlich auf die Iris, die Hüllhaut des Ocellus und auf die Stelle, wo der Nervus opticus in die Retina eintritt und wo eine deutliche Verengerung besteht. An dieser Stelle ist das Pigment jedoch verhältnismäßig spärlich und steigt nicht weit empor in die Retina, noch in entgegengesetzter Richtung in den Nervus opticus herab. Die Hauptsache ist aber, dass die Pigmentkörner hier nicht in die Retinazellen eingeschlossen sind, sondern zwischen ihnen liegen. Ob es den Zellen des Zwischengewebes eingelagert ist, vermochte ich nicht sicher zu beobachten. Diese letztere Thatsache ist um so merkwürdiger, als sogar in den Ocellen der nächstverwandten Art, Calopteryx virgo, das gewöhnliche Verhalten sich findet, nämlich das Pigment in die Retinazellen selbst eingelagert ist. Übrigens sind in allen anderen Beziehungen die Ocellen beider Art vollkommen gleich. Ich habe die Ocellen mehrerer Individuen von Calopteryx splendens untersucht, dennoch möchte ich nicht mit Sicherheit behaupten, dass dieser Pigmentmangel der Retinazellen bei Calopteryx splen-

dens eine ganz normale Erscheinung ist, da die untersuchten Individuen alle am gleichen Tag und am gleichen Ort gesammelt wurden.

Im Ocellus der Cimbexlarve ist das Pigment äußerst stark entwickelt, die Körner sind sehr groß und es ist immer zwischen den Retinazellen, resp. den Retinulae angeordnet, ihnen dicht allseitig anliegend (Figg. 5, 14). Hier haben wir es nicht mit vereinzelten Pigmentkörnern zu thun, sondern mit echten Pigmentzellen, während im Ocellus von Calopteryx splendens zwischen den Retinazellen nur einzelne Pigmentkörner oder Gruppen von solchen beobachtet wurden. Dass es sich hier um Zellen handelt und nicht etwa bloß um spindelförmige Anhäufungen von Pigmentkörnern, wird dadurch bewiesen, dass man in diesen Anhäufungen Kerne nachweisen kann; allerdings trifft man diese Kerne sehr selten. Auf einem und demselben Querschnitte bemerkt man sie vielleicht nur in zwei bis drei Zellen mit Deutlichkeit. Dies hängt jedoch davon ab, dass erstens der Kern öfters durch das Pigment verdeckt wird (bei nicht genügend dünnen Schnitten), und zweitens davon, dass die Kerne auf verschiedenen Höhen liegen und daher auf einem Querschnitt nur wenige getroffen werden.

11. Allgemeines.

Wenn wir versuchen die im Vorhergehenden dargelegten Resultate in kurzen Worten zusammenzufassen, so ergiebt sich etwa Folgendes:

1) Die Retinazellen sind zu Gruppen oder Retinulae von je zwei, drei und mehr Zellen zusammengestellt. Jede dieser Gruppen bildet ein Stäbchen oder Rhabdom.

2) Das Stäbchen ist ein Produkt der Absonderungsthätigkeit aller an der Bildung einer Retinula theilnehmenden Retinazellen. Es wird durch die Vereinigung einzelner Rhabdomeren zusammengesetzt und stellt also ein typisches Rhabdom dar.

3) Die Nervenfaser verbindet sich mit dem basalen Ende der Retinazelle und lässt sich zuweilen noch als einfache Fortsetzung in den Leib der Retinazelle verfolgen.

4) Die Lücken zwischen den basalen Partien der Retinazellen sind durch besondere blasenförmige Zellen des Zwischengewebes ausgefüllt, welche feine Ausläufer zwischen die distalen Theile der Retinazellen senden.

5) Die den Ocellus umgebende Umhüllungsmembran, sowie die

in den Ocellen der Dipteren vorkommende »präretinale« Membran sind nicht strukturlos, sondern aus flachen Zellen gebildet.

Ich gehe nun zu einigen Folgerungen aus diesen Sätzen über.

In der Litteratur begegnet man nicht selten Versuchen, einen Zusammenhang zwischen dem Ocellus und dem zusammengesetzten Auge festzustellen. Nach der Meinung der Autoren erscheint als das Haupthindernis, abgesehen von der Verschiedenheit im Bau der Cornea (im Fall des Ocellus eine einzige gemeinsame Chitinlinse — im facettirten Auge eine ganze Reihe solcher, nach der Zahl der Retinulae), die Ansicht, dass im facettirten Auge die Retinazellen zu Retinulae sich vereinigen, während dies im Ocellus nicht der Fall sein soll. Wie wir gesehen haben, ist diese Behauptung nicht richtig, da die Retinazellen der Scheitelocellen ebenfalls zu Gruppen zusammengeordnet sind. Wir können daher das facettirte Auge nicht als einen Komplex von Ocellen, welche nach dem Typus des Scheitelocellus gebaut sind, auffassen. Anders verhält sich die Sache, wenn wir uns zu den Ocellen der Schmetterlingsraupen wenden. Hier sehen wir, dass der ganze Ocellus mit seinen sämmtlichen Bestandtheilen ungefähr einer Retinula im facettirten Auge entspricht. Wenn wir uns jetzt eine große Anzahl solcher Raupenocellen denken, welche neben einander gestellt sind, so erhalten wir ungefähr das Bild eines facettirten Auges. Das ist auch der Fall bei gewissen Myriapoden (z. B. Scutigera), wo die dicht zusammengestellten Ocellen auf den ersten Blick den Eindruck eines facettirten Auges machen.

Wie schon oben erwähnt wurde, haben viele Insekten die Ocellen bloß im Larvenzustand; andere, welche im Larvenzustand laterale Ocellen haben, besitzen im Imagozustand Scheitelocellen; hier wird der Platz der lateralen Ocellen durch die facettirten Augen eingenommen, welche aber erst im Imagozustand zur Entwicklung gelangen. Wie Carrière (1885, p. 139 und 182) gezeigt hat, gehen die Ocellen dabei nicht unmittelbar in die facettirten Augen über, sondern sie werden reducirt, verschwinden und an ihrem Platz erscheinen ganz unabhängig von ihnen die facettirten Augen.

Eine Ausnahme bilden, meiner Meinung nach, die Tenthredinidae unter den Hymenopteren. Sie bilden schon dadurch eine Ausnahme, als ihre Larven, im Gegensatz zu den übrigen Hymenopteren, Ocellen besitzen. Diese Thatsache findet ihre Erklärung in der Lebensweise dieser Larven. Die anderen Hymenopteren leben als Larven in Pflanzentheilen (Gallenwespen, Xylophaga überhaupt), parasitiren im Inneren anderer Insekten (Ichneumonidae), in Waben

(Apidae, Vespidae), im Boden (Grabwespen, Ameisen). Dadurch sind sie vor dem Tageslicht geschützt und entbehren außerdem der Beweglichkeit. Es fehlen ihnen auch die Füße, Augen und das Pigment. Die Larven der Tenthredinidae dagegen leben auf Blättern verschiedener Pflanzen; dem entsprechend besitzen sie außer drei echten Fußpaaren eine große Zahl (bis zehn Paare) sogen. »Pseudofüße«, sind mehr oder minder lebhaft gefärbt und, was die Hauptsache ist, sie sind mit zwei relativ großen Ocellen, je einem an jeder Seite des Kopfes versehen.

Wenn wir nun kurz die Besonderheiten im Bau ihrer Ocellen in den Hauptzügen wiederholen, so finden wir folgendes Resultat:

1) Diese Ocellen sind, im Gegensatz zu anderen larvalen und lateralen Ocellen, nach dem Typus der Scheitelocellen gebaut, obwohl sie seitlich am Kopfe angebracht sind.

2) Zwischen den Distalenden ihrer Glaskörperzellen finden sich die zwischenliegenden Ergänzungszellen.

3) Die Retinazellen gruppiren sich stets zu je vier Zellen in jeder Retinula und bilden ein typisches viertheiliges Rhabdom.

4) Das Pigment findet sich nicht in den Retinazellen, sondern zwischen denselben und gehört echten Pigmentzellen an.

Wenn wir die Ergänzungszellen des Glaskörpers mit den den Krystallkegel bildenden Zellen im facettirten Auge vergleichen, ferner die stete Anordnung der Retinazellen zu vier und die sie umgebenden Pigmentzellen in Betracht ziehen, so fällt unwillkürlich die große Ähnlichkeit dieses Ocellus mit dem zusammengesetzten Auge auf. Ihre laterale Lage spricht ebenfalls für diese Annahme. Wir müssen uns nur vorstellen, dass zugleich mit dem Abwerfen der Larvenhaut auch die Linse abgeworfen wird und an ihre Stelle eine ganze Reihe von Cornealfacetten tritt, welche, wahrscheinlich, von den schirmförmig verbreiterten distalen Enden der Glaskörperzellen (Fig. 5*s*) abgesondert werden. Es müssen dabei wohl auch die Krystallkegel des euconen Auges des Imago zur Ausbildung kommen, auch muss die ganze Retina sich etwas modificiren, aber das wird nach Vergleich des Ocellus der Larve mit dem Auge des Imago nicht so auffallend und unwahrscheinlich erscheinen.

Betreffs des Sehvermögens des Ocellus glaube ich, dass dasselbe nicht vollkommen sein kann, wenn man das Vorhandensein einer unbeweglich mit der Cuticula verbundenen Chitinlinse in Betracht zieht und das Fehlen irgend eines Apparates, welcher im Stande wäre, die gegenseitige Lage der Weichtheile des Ocellus zu ver-

ändern. Aus dem Bau der Linse schließend, giebt es in der Retina ein verkehrtes Bild des äußeren Gegenstandes; aber aus den obenerwähnten Gründen nur in bestimmter Entfernung, welche nur in geringem Maßstab schwanken kann. Alle näher oder weiter entfernten Gegenstände werden vom Ocellus aller Wahrscheinlichkeit nach nur undeutlich unterschieden, ohne klare Erkenntnis ihrer Umrisse.

Über das Sehvermögen der Arthropoden mittels der Ocellen besitzen wir sehr interessante und mühsame experimentelle Versuche von Plateau (1888). Dieser Forscher ist der Ansicht, dass alle von ihm untersuchten Arthropoden mit den Ocellen nur sehr unvollkommen zu sehen vermögen. Myriapoden (I, p. 420—447) sehen sehr schlecht, und nicht nur von der Natur blinde (ohne Ocellen) Formen, sondern auch die sehenden benutzen mehr ihre Antennen und vielleicht auch die Hautsinnesorgane (»sensation dermatoptique«) bei der Wahrnehmung der Gegenstände, als die Ocellen. Dasselbe kann man auch von den Phalangiden sagen (I, p. 588—594). Unter den Araneinen sehen die Jägerspinnen (Attidae, Lycosidae) am besten (I, p. 545—577), welche Gegenstände schon auf Entfernungen von 2—12 cm unterscheiden können; die klare Wahrnehmung der Beute beginnt übrigens erst auf 1—2 cm Entfernung und doch macht die Spinne manchmal falsche Bewegungen und der Angriff misslingt ihr. Die Sehweite der Skorpione (I, p. 578—587) bestimmt der Verfasser auf 1 cm für die mittleren Ocellen und $2^1/_2$ cm für die lateralen. Die Raupen (II, p. 28—46) besitzen nur sehr geringfügiges Sehvermögen; dennoch glaubt Plateau, dass die Ocellen mehr leisten können, als den Unterschied zwischen Licht und Dunkel wahrzunehmen. Die Entfernung, auf welche die Raupen den Gegenstand mehr oder weniger deutlich wahrnehmen können, geht nicht über 1 cm hinaus. Eine wichtige Rolle bei der Wahrnehmung der Gegenstände spielen die am ersten Rumpfsegment sitzenden Tastborsten, also wird auch hier das schwache Sehvermögen durch Tastgefühl ergänzt.

Bei den Imagines der Insekten (III, p. 395—457) soll die Rolle der Ocellen fast gleich Null sein. Die Insekten, welche ihrer facettirten Augen beraubt sind, benehmen sich in gleicher Weise wie solche ohne Augen und Ocellen. Wenn nur die Ocellen beseitigt, die facettirten Augen erhalten sind, benehmen sich die operirten Thiere wie normale. Die Ocellen also, welche bei Myriapoden, Arachnoideen und Raupen als einziges Sehorgan vorhanden sind und

sehr unvollkommen funktioniren, hätten demnach bei den mit facettirten Augen versehenen Insekten ihre Bedeutung fast gänzlich verloren.

Das Vorhandensein von Muskelfasern, die nach der Beschreibung einiger Autoren (Bertkau [1886], Tulk [1843, p. 324], Landois [1866, p. 36—37]) in den Ocellen der Arachnoideen und Schmetterlingsraupen vorkommen, und einerseits an der Kopfbedeckung, andererseits am Ocellus sich befestigen, wird von Grenacher geleugnet; oder, wenn diese Muskelfasern beschrieben werden, so wird doch ihre Anheftung am Ocellus bezweifelt (Purcell, 1894, p. 36). Im Insektenocellus konnte ich nichts Ähnliches finden und es scheint mir ebenfalls die Existenz von Muskeln, welche zur Verschiebung des Ocellus oder zur Veränderung seiner Form dienen können, äußerst zweifelhaft.

Einige Experimente erlauben uns den Schluss zu ziehen, dass das Pigment im Ocellus nicht nur die Rolle des Lichtabhalters und Strahlenführers spielt, sondern auch bei dem Process des Sehens selbst betheiligt ist. Bei Arthropoden, die im Dunkeln gehalten wurden, sammeln sich die Pigmentkörner der Retinazellen in ihren basalen Enden, sich ganz aus den distalen entfernend, und umgekehrt sammeln sie sich unter dem Einfluss des Lichtes an den distalen Enden an, die entgegengesetzten Enden fast vollständig von Pigment freilassend (Stephanowska, 1890, Purcell, 1894, Parker, 1896, 1897, 1899).

Daraus muss man schließen, dass unter der Wirkung der Lichtstrahlen eine Wanderung der Pigmentkörner innerhalb der Retinazelle stattfindet.

12. Entwicklung der Ocellen von Apis mellifica.

Die Entwicklung der Ocellen habe ich, wegen Mangels an sonstigem Material, nur bei Apis mellifica verfolgt. Hierzu dienten mir die Puppen dieses Insektes auf verschiedenen Stufen ihrer Entwicklung. Zum Vergleich wurde auch der Ocellus des Imago herangezogen. Die aus den Waben des Bienenstocks genommenen Puppen wurden dekapitirt und in frischem Zustand in die Konservirungsflüssigkeiten gebracht. Nach Einbettung in Paraffin wurden sie nach verschiedenen Richtungen in Schnittserien zerlegt. In den meisten Fällen wurden zur Färbung Hämatoxylin und Orange, oder Boraxkarmin und Bleu de Lyon verwendet.

Die von mir erzielten Ergebnisse weichen etwas von den vorhandenen Ansichten über den Entwicklungsgang des Ocellus ab.

Ich werde die Resultate in chronologischer Reihenfolge darlegen, d. h. den Ocellus nach den Fortschritten seiner Entwicklung zu beschreiben versuchen.

Die ersten Spuren der Anlage des Ocellus treffen wir frühzeitig bei sehr jungen Puppen, die in der noch nicht abgeworfenen Larvenhaut eingeschlossen sind. Hier erscheint der Ocellus (Fig. 28 *Oc*) als eine lokale linsen- oder kugelförmige Verdickung der Hypodermis und steht bereits mittels des Nervus opticus in Verbindung mit dem Gehirn. Die dem Ocellus angehörigen Zellen unterscheiden sich von den gewöhnlichen Hypodermiszellen nur dadurch, dass sie schmäler und länger sind.

Patten (1887 [1], p. 212; 1887 [3], p. 601) giebt an, dass bei Vespa der unpaarige Medianocellus aus einer paarigen Anlage entsteht und erst später, allerdings auf sehr frühen Stadien, in einen einzigen zusammenfließt.

Ich konnte eine solche paarige Anlage des medianen Ocellus nicht mit Sicherheit beobachten (vielleicht waren die jüngsten von meinen Puppen doch nicht jung genug); ich bin jedoch geneigt, diese Angabe Patten's zu unterstützen. Eine Thatsache habe ich nämlich mit Sicherheit gesehen: dass der Opticus des medianen Ocellus bei jungen Puppen seiner ganzen Länge nach doppelt ist, d. h., dass in diesem sehr frühen Stadium der Medianocellus durch zwei selbständige Bündel von Nervenfasern innervirt wird. Bald verwachsen diese beiden Nervenbündel in ihrem distalen Theile mit einander und nur die an das Gehirn tretende Partie bleibt doppelt, eine mächtige Trachee zwischen sich fassend.

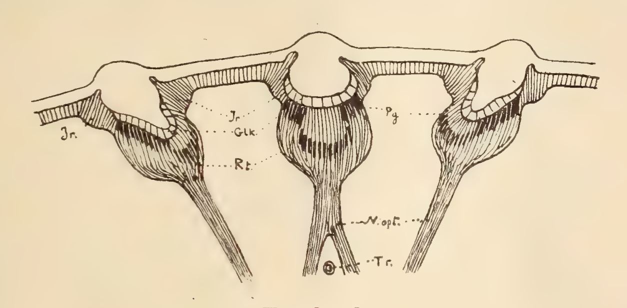
Zu demselben Schluss über die doppelte Anlage des medianen Ocellus kann man auch auf anderem Wege kommen, nämlich durch die Betrachtung seiner morphologischen Eigenschaften.

Wie oben, bei der Besprechung des Pigments, bereits erwähnt wurde, ist dessen Vertheilung in den Retinazellen der Ocellen ungleichmäßig: im lateralen Ocellus (Fig. 36) steigt es in den Retinazellen an der nach außen gewendeten Region des Ocellus in die distalen Enden der Zellen empor, während es in der inneren Region in die basalen Enden der Retinazellen rückt. Im medianen Ocellus (Fig. 27) sind die distalen Enden der an der Peripherie des Ocellus liegenden Retinazellen und die basalen Enden der im Centrum liegenden mit Pigment erfüllt.

Daraus ist zu ersehen, dass jede der beiden Hälften des medianen Ocellus, hinsichtlich der Pigmentvertheilung genau dem Bau eines

ganzen lateralen gleicht; mit anderen Worten, er scheint aus zwei lateralen Ocellen zusammengesetzt zu sein. Die nachstehende Textfigur 6 soll das im Bilde erläutern.

Mit der fortschreitenden Entwicklung vermehren sich die den Ocellus bildenden Zellen sehr rasch und rücken in Folge dessen aus einander, indem sie sich in zwei oder mehr Reihen über einander anordnen. Diese mehrschichtige Anordnung kann nur dadurch erklärt werden, dass die betreffenden Zellen keinen Platz mehr neben einander finden. Der Ocellus ist in dieser Weise viel dicker als die



Textfig. 6.

Apis mellifica. Median- und beide Lateralocellen. Frontalschnitt. Schema. Die Zeichnung zeigt die Pigmentverhältnisse der Retina in den Ocellen beider Art. Alle drei Ocellen sind in einer Ebene abgebildet; in Wirklichkeit liegt der mittlere weiter vorn.

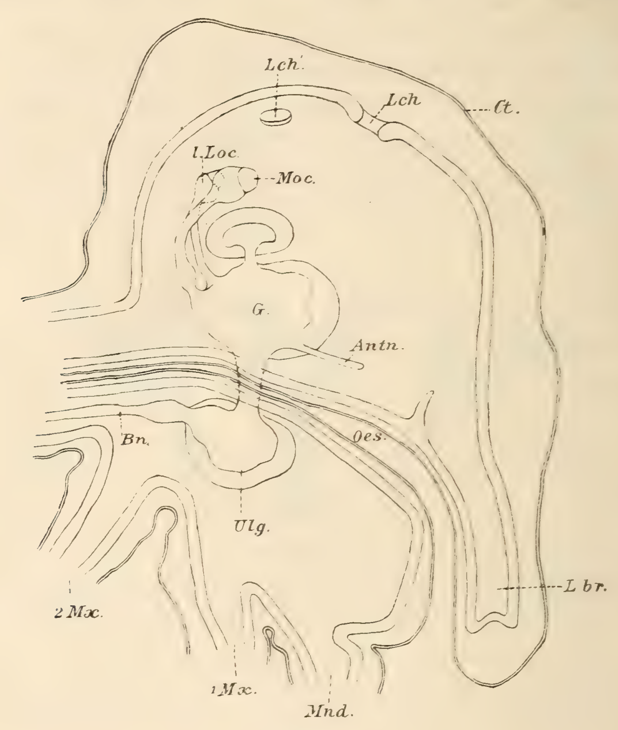
angrenzende Hypodermisschicht geworden und hat eine halbkugelförmige Gestalt angenommen mit nach innen gerichteter Wölbung (Fig. 29).

Zu dieser Zeit ist die Larvenhaut bereits abgeworfen. Schon an diesem früheren Stadium macht sich eine gruppenweise Anordnung der tieferen Zellen bemerkbar.

Ferner entsteht eine Einsenkung an der Außenfläche jedes Ocellus, welche sich allmählich vertieft (Fig. 30). In dieser Einsenkung liegen beide Schichten des Ocellus in ihrer normalen Lage. Die ganze Erscheinung macht den Eindruck, als ob die sämmtlichen Theile des Ocellus ins Innere des Kopfes eingezogen wären. Die an den Ocellus grenzende Hypodermis, welche schon früher sich allmählich zu verdicken begann, folgt dem Ocellus und krümmt sich auch einwärts.

Nun tritt eine sehr eigenthümliche Erscheinung auf: sämmtliche Theile des Ocellus schnüren sich von den verdickten Hypodermisstellen ab und werden ins Innere des Kopfes hereingezogen. An ihrer Stelle bleiben nun drei Löcher in der Hypodermis übrig, entsprechend der Zahl der Ocellen (Fig. 31 *Lch*).

Zuerst erschien mir diese Beobachtung sehr zweifelhaft, da sie allen Angaben über den Entwicklungsvorgang des Insektenocellus



Textfig. 7.

Apis mellifica. Sagittaler Medianschnitt durch den Kopf der Puppe. Schema. *M.oc*, Medianocellus; *l.Loc*, linker Lateralocellus; *Lch*, Loch, welches dem medianen Ocellus entspricht; *Lch'*, dem linken Lateralocellus entsprechendes Loch; *G*, Gehirn; *Antn*, Antennennerv; *Oes*, Ösophagus; *Bn*, Bauchnerv; *Ulg*, Unterschlundganglion; *Lbr*, Labrum; *Mnd*, Mandibel; *1Mx*, erste Maxille; *2Mx*, zweite Maxille; *Ct*, Cuticula.

widersprach. Ich habe jedoch viele Gründe für diese Thatsache anzugeben:

1) Es sind an einem und demselben Kopf nicht nur etwa ein oder zwei Ocellen von der Hypodermis abgelöst, sondern stets alle drei zugleich;

2) die Abtrennung findet immer auf dem gleichen Stadium statt wie man nach der Ausbildung der Ocellen und der übrigen Theile des Kopfes (facettirten Augen z. B.) sicher schließen kann;

3) die Art wie die Ocellen sich von der Hypodermis loslösen, d. h. die Beschaffenheit der Ränder der in der Hypodermis sich findenden drei Löcher, giebt keine Veranlassung zur Vermuthung, dass

hier etwas Pathologisches oder durch Schrumpfungsprocesse bei der Konservirung Bewirktes vorliege. Die Ränder der Löcher, wo die Hypodermis vor der Ablösung der Ocellen mit dem Glaskörper des Ocellus in Verbindung standen (Fig. 31 *Hyp*), zeigen keine Spuren von Verletzungen oder Zerreißungen irgend welcher Art, welche bei künstlicher Abtrennung zum Vorschein kommen müssten; sie sind glatt und haben scharfe Umrisse;

4) ich habe ferner eine große Anzahl solcher Präparate erhalten und, wie gesagt, alle von einem und demselben Entwicklungsstadium.

Vor der Ablösung von der Hypodermis ist der Ocellus in seiner Ausbildung schon bedeutend fortgeschritten: Glaskörper- und Retinaschicht sind schon vollständig gegen einander differenzirt; in letzterer sind schon die Stäbchen angelegt und Pigment gebildet, obgleich noch nicht reichlich (Fig. 32).

Als folgendes Stadium können wir das sekundäre Zusammenwachsen des Ocellus mit der Hypodermisschicht betrachten.

Da die Nervi optici der Puppe viel länger sind (Fig. 34), als diejenigen der Imago (Fig. 27) und alle Theile des Imagokopfes im Vergleich mit denjenigen der Puppe mehr an einander gerückt erscheinen, so glaube ich, dass das erneute Zusammenwachsen des Ocellus mit der Hypodermis nicht in dem Sinne vor sich geht, dass der Ocellus zur Kopfbedeckung wieder emporwächst, sondern, dass die gesammte Kopfbedeckung zusammengezogen wird, sie verkleinert die Kapacität des Kopfes und nähert sich zugleich den, nun nahe dem Gehirn liegenden und mit ihm durch die kurzgewordenen Nervi optici verbundenen Ocellen.

Ferner verstopfen die Ocellen die drei entsprechenden Löcher der Hypodermisschicht wieder und ihre Glaskörper verwachsen nun mit den verdickten Rändern der Hypodermis, welche die Löcher begrenzen und die Iris der Ocellen liefern.

Unvollständige Verwachsung des Ocellus mit der Hypodermisschicht kann man zufällig auf einigen Präparaten mit Deutlichkeit beobachten (Fig. 33 *).

Wenn die Ocellen schon vollständig mit der Iris verwachsen sind, ist bei genauer Betrachtung doch die Grenzlinie dieser Verwachsung bemerkbar (Fig. 36).

Es kann sich nun die Frage erheben: wie ist es möglich, dass die Ocellen bei diesem Vorgang stets wieder so regelmäßig gerade in die Öffnungen der Hypodermis gelangen. Dieser Vorgang hat etwas Unverständliches und lässt daher gewisse Zweifel über die

Richtigkeit dieser Beobachtung. Wir müssen jedoch berücksichtigen, dass sowohl die Verdickung wie die Einwärtskrümmung der Hypodermisränder der drei Löcher bei der Wiederaufnahme der Ocellen vermuthlich von Nutzen sein können.

Die fernere Entwicklung des Ocellus besteht in der fortdauernden Weiterbildung seiner einzelnen Theile, besonders der Stäbchen, und in der Ablagerung des Pigmentes, sowohl in den Retinazellen, als in der Iris und den übrigen pigmenthaltigen Theilen. Die Linse, welche früher als eine schwache Verdickung der Cuticula auftrat, verdickt sich allmählich bis zu ihrer definitiven Dicke, womit die entsprechende Größenabnahme der Glaskörperschicht Hand in Hand geht. Die Kerne der Glaskörperzellen liegen schon von Anfang an in deren proximalen Enden. Am vollständig ausgebildeten Ocellus (Fig. 27) erscheint der Glaskörper als einschichtige, aus kubischen Zellen bestehende Lage. Der ganze Entwicklungsprocess macht den Eindruck, als ob die distale Partie der Glaskörperschicht für die Bildung der Linse verbraucht wurde, und nur die proximale Partie, sammt den darin liegenden Kernen, übrig geblieben ist. Da mit der fortschreitenden Entwicklung des Ocellus und der Weiterbildung der Linse auch die Hypodermiszellen der sogenannten Iris an Dicke abnehmen, so darf man annehmen, dass diese Zellen bei der Ausbildung der Linse gleichfalls einen gewissen Antheil haben.

Wir sehen also, dass bei der Bildung und Entwicklung des Ocellus der Biene folgende Erscheinungen sich besonders geltend machen.

1) Erste Anlage des Ocellus in Form einer lokalen Verdickung der Hypodermis. Die den Ocellus zusammensetzenden Hypodermiszellen unterscheiden sich noch nicht von einander, sind noch nicht differenzirt und von den übrigen Hypodermiszellen bloß durch ihre Größe und mehr dichtere Anordnung verschieden.

2) Die Differenzirung der Zellen des Ocellus in zwei deutliche Schichten: die distale Glaskörperschicht und die proximale Retinaschicht. Diese Differenzirung entsteht durch Auseinanderrücken der zuerst einschichtig angeordneten Zellen. Das Auseinanderrücken ist die Folge der schnellen Vermehrung der Zellen; die Zahl der Zellen wird so groß, dass sie sich nicht mehr in eine Schicht neben einander lagern können. Dadurch entstehen zwei über einander gelagerte Schichten von Zellen.

3) Das Auftreten einer oberflächlichen Einsenkung oder Einstülpung in der Ocellusanlage und allmähliche Vertiefung dieser Grube. Die Bildung der grubenartigen Vertiefung lässt sich ebenfalls dadurch

erklären, dass die rasch sich vermehrenden Zellen nicht mehr in einer geraden Ebene Platz finden und sich daher in einer gekrümmten anordnen.

4) Die Ablösung der Ocellen aus dem Verband der Hypodermis. Auftreten der drei Löcher an der Stelle, wo die Ocellen sich befanden. Der ganze Ocellus wird ins Innere des Kopfes hereingezogen, was von der Verkürzung der Nervi optici bewirkt ist.

5) Sekundäre Wiederverwachsung der Ocellenanlage mit der Hypodermis an der füheren Stelle. Die das Loch begrenzende verdickte Partie der Hypodermis verwächst mit der Glaskörperschicht des Ocellus. Die Glaskörperschicht hat zu dieser Zeit ihre bedeutendste Entwicklung erreicht; die Linse dagegen ist noch gar nicht bemerkbar und an ihrer Stelle findet man eine Cuticularschicht von gleicher Dicke mit der des übrigen Kopfes.

6) Als definitive Entwicklungsstufe des Ocellus müssen wir den Ocellus des zum Ausschlüpfen aus der Puppenhaut bereiten Insektes betrachten. Die Linse wird sehr dick und die Glaskörperschicht entsprechend dünner. Die Irishypodermis verdünnt sich auch. Es werden die Rhabdome voll ausgebildet.

Ich lasse jetzt einen kurzen Überblick der Angaben anderer Forscher über die Entwicklung des Ocellus bei den Insekten und verwandten Arthropoden folgen.

Über die Entwicklung der Insektenocellen haben wir Angaben von GRENACHER, PATTEN und CARRIÈRE.

GRENACHER (1879) theilt nur Weniges über die Entwicklung des Ocellus bei der Larve von Acilius mit. Hier soll der Ocellus durch eine grubenartige Einsenkung, deren Boden zur Retina wird, entstehen. GRENACHER vermuthet ganz richtig, dass sämmtliche Theile des Ocellus durch Differenzirung und Auswanderung aus der Hypodermis hervorgehen.

PATTEN (1887 [2]) stellt die Entwicklung des Ocellus derselben Käferlarve folgendermaßen dar. Es entsteht eine Einsenkung, welche sich allmählich durch Zusammenwachsen ihrer Öffnungsränder schließt; das in dieser Weise gebildete Bläschen schnürt sich jedoch nicht von der Hypodermis ab. Die nach außen schauende Wand dieser Blase wird in ihrer centralen Partie zum Glaskörper, in ihrer peripheren dagegen zur Iris. Die innere Wand der Blase entwickelt sich zur Retina.

PATTEN (1887 [1]) hat auch die erste Anlage des Ocellus einer

Vespa beschrieben. Er beobachtete, wie schon bemerkt, die doppelte Anlage des medianen Ocellus aus zwei grubenförmigen Einsenkungen, welche hierauf mit einander verwachsen. Die weitere Entwicklung hat er nicht verfolgt. Er vermuthet nur, dass die Entwicklung der beiden Zellschichten des Ocellus (Glaskörper und Retina) entweder durch Einfaltung oder durch Auseinanderrücken (Delamination) der Zellen vor sich gehe, indem er den ersteren Vorgang für wahrscheinlicher hält.

Mit den Angaben Carrière's (1886) über die Entwicklung der Ocellen bei Hymenopteren (Chrysididae und Ichneumonidae) stimmen meine eigenen Beobachtungen am meisten überein, besonders was die früheren Stadien der Entwicklung betrifft. Nach Carrière soll die erste Anlage des Ocellus als eine Verdickung der Hypodermis auftreten. Dieselbe differenzirt sich durch Auseinanderrücken der Zellen in zwei Schichten (Glaskörper und Retina). Ferner bilden diese beiden Schichten eine taschenförmige Einsenkung, welche mittels ihrer Ränder in stetem Zusammenhang mit der Hypodermis des Kopfes bleibt und zuerst sich seitlich unter dieselbe schiebt, später aber wieder die aufrechte Lage einnimmt, so dass die Längsachse der taschenförmigen Einsenkung senkrecht zur Kopffläche steht. Die beiden Schichten des Ocellus finden sich in der Tasche in ihrer normalen Lage. Von einer Ablösung des Ocellus von der Hypodermis berichtet Carrière nichts, obwohl er die Ocellen sehr nahe verwandter Hymenopteren untersuchte.

Etwas genauer ist die Entwicklung der Ocellen bei den Araneinen, Phalangiden und Skorpionen untersucht worden. Darüber haben wir Angaben von Bourne (1883), Hentschel (1899), Kishinouye (1891), Lankester (1883), Locy (1886), Mark (1887), Parker (1887) und Purcell (1894).

Nach Purcell soll der Ocellus der Phalangiden durch eine Einstülpung entstehen, welche sich von der Hypodermis zwar abschnürt, aber dicht unter derselben verbleibt. Die distale Wand der Augenblase verdickt sich, so dass sie in das Lumen der Blase stark vorspringt und dies sehr eng wird. Diese verdickte Außenwand der Blase entwickelt sich zur Retina, deren Zellen in einer Schicht angeordnet sind und an ihren distalen Enden die Rhabdome bilden. Die Hypodermisschicht, welche die Blase äußerlich überdeckt, bildet den Glaskörper aus, welcher seinerseits die Linse absondert.

Nach Locy und Mark soll, bei den Araneinen, eine vollständige Abschnürung der Augenblase, welche durch schiefe Einsenkung

gebildet wird, stattfinden. Die Ränder der Einsenkung wachsen über der Blase zusammen und bilden die Glaskörperschicht. Die distale dickere Wand der Blase, welche aus mehreren Schichten von Zellen besteht, bildet die Retina, die proximale dagegen, welche nur aus einer Zellenlage besteht, wird von LOCY in ihrer morphologischen Bedeutung nicht erklärt.

Nach HENTSCHEL's Darstellung ist der Vorgang folgender: die Entwicklung beginnt mit einer Vertiefung der Hypodermis. Die Ränder der so gebildeten Grube schließen sich vollständig, so dass eine Augenblase entsteht, welche mit der Hypodermis in dauernder Verbindung bleibt. Mit dem proximalen Pol dieser Augenblase steht der Sehnerv in Verbindung. Im Umkreis der Verbindungsstelle mit dem Opticus stülpt sich die proximale Wand der Augenblase zu einer ringförmigen Falte aus, welche endlich mit dem Sehnerv verwächst. Aus der äußeren Zellwand dieser Falte entsteht die »postretinale« Membran, während die innere Zellwand das Tapetum des Spinnenauges bildet.

Nach den Angaben MARK's dagegen soll sich eine ähnliche ringförmige Falte durch Einstülpung der proximalen Wand der Augenblase in das Innere der Blase bilden und das Tapetum erzeugen.

Während also LOCY die Einstülpung von der Hypodermis sich loslösen und als eine Augenblase ausbilden lässt, findet HENTSCHEL nur eine grubenartige Einsenkung, welche ihre Verbindung mit der Hypodermis nie aufgiebt.

Wenn wir nun die Angaben der übrigen oben erwähnten Forscher über die Entwicklung der Ocellen bei Skorpionen und Spinnen zusammenstellen, so bekommen wir folgendes Bild: die medianen Ocellen der Skorpione und die vorderen mittleren Ocellen der Araneinen entstehen als eine Verdickung der Hypodermis, welche hernach eine Einsenkung bildet und sich schließlich zu einer taschenförmigen Einstülpung entwickelt; diese Tasche liegt unter der Hypodermis und legt sich mit einer Fläche derselben dicht an. Aus dieser, der Hypodermis anliegenden verdickten Schicht entwickelt sich die Retina, aus der unteren, dünnen — die »postretinale« Schicht, welche noch eine den ganzen Ocellus umschließende Membran ausscheidet. Die über der Tasche liegende Hypodermisschicht bildet den Glaskörper und scheidet die Linse aus. Während die taschenförmige Einstülpung des Medianocellus der Skorpione sich von der Hypodermis nicht abschnürt, tritt dies dagegen bei den Spinnen ein und führt dadurch zur Bildung einer Augenblase.

Die Bildung der hinteren, mittleren und der beiden seitlichen Paare der Ocellen der Spinnen vollzieht sich in derselben Weise, nur mit dem Unterschied, dass die Stäbchen nicht an den distalen Enden der Retinazellen, sondern an ihrer centralen Partie gebildet werden, während die Kerne an die distalen Enden der Zellen rücken.

Die seitlichen Ocellen der Skorpione entstehen als eine Verdickung der Hypodermis; dann erscheinen, der Zahl der Ocellen entsprechend, Einsenkungen, welche die Retina liefern; neben den Einstülpungsöffnungen liegende Zellen überwachsen diese Öffnungen und scheiden die Linse aus. Nach KISHINOUYE sollen die hinteren mittleren, sowie die seitlichen Ocellen der Araneinen sich in derselben Weise entwickeln, mit dem Unterschied allerdings, dass die die Öffnung der Grube nach außen umwachsenden Hypodermiszellen eine Glaskörperschicht bilden, welche die Linse absondert.

Bei den Myriapoden (Julus terrestris) sollen, nach den Angaben von HEATHCOTE (1888), die Ocellen in ganz eigenthümlicher Weise sich entwickeln. Die Hypodermis verdickt sich an der Bildungsstelle des Ocellus, worauf ein Hohlraum in dieser kugelförmigen Verdickung auftritt, so dass das Ganze als eine mit der Hypodermis in Verbindung stehende Blase erscheint. Während die distale Wand dieser Blase sich verdünnt und die Linse absondert, verdickt sich die proximale und wandelt sich in die Retina um.

Es giebt also im Allgemeinen zwei Ansichten über den Entwicklungsvorgang der Ocellen der Insekten und Arachnoideen. Nach beiden soll der Ocellus Anfangs als eine offene grubenartige Vertiefung der verdickten Hypodermisschicht auftreten. Bei der weiteren Entwicklung soll nun diese Grube entweder eine offene bleiben, oder sich zu einer taschenförmigen Einstülpung weiter bilden. Letztere bleibt entweder in stetem Zusammenhang mit der Hypodermis oder schnürt sich von dieser in Form einer geschlossenen Blase ab.

Meine, nur bei Apis angestellten Beobachtungen sind nicht ausreichend, um über die Entwicklung der Insektenocellen im Allgemeinen weitere Schlussfolgerungen zu ziehen. Jedenfalls aber folgt aus ihnen, dass bei der Entwicklung des Bienenocellus keine eigentliche Augenblase gebildet wird, sondern der Ocellus, abgesehen von den besonderen, in seiner Entwicklung auftretenden Komplikationen, die wohl keine allgemeine Bedeutung beanspruchen können, das Produkt der Differenzirung einer verdickten Hypodermisstelle ist.

Heidelberg, im Juni 1900.

Litteraturverzeichnis.

1886. P. Bertkau, Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Arthropoden. I. Die Augen der Spinnen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVII.

1885. J. Carrière, Die Sehorgane der Thiere. München und Leipzig.

1886. J. Carrière, Kurze Mittheilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane. 7. Die Entwicklung und die verschiedenen Arten der Ocellen. Zool. Anz. Bd. IX.

1889. J. Carrière, Bau und Entwicklung des Auges der zehnfüßigen Crustaceen und Arachnoiden. Biol. Centralbl. Bd. IX.

1891. C. Claus, Das Medianauge der Crustaceen. Arbeiten Zool. Inst. Wien. Bd. IX.

1880. V. Graber, Über das unicorneale Tracheaten- und speciell Arachnoiden- und Myriapodenauge. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII.

1877. H. Grenacher, Untersuchungen über das Arthropodenauge. Klin. Mon.-Blätter f. Augenheilkunde. XV.

1879. H. Grenacher, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen.

1880. H. Grenacher, Über die Augen einiger Myriapoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVIII.

1888. F. G. Heathcote, The post-embryonic development of Iulus terrestris. Philos. Trans. Roy. Sc. London. Vol. CLXXIX.

1899. E. Hentschel, Beiträge zur Kenntnis der Spinnenaugen. Zool. Jahrb. Abth. für Anat. Bd. XII, Heft 3.

1888. J. Kennel, Die Ableitung der sog. einfachen Augen der Arthropoden, nämlich der Stemmata der Insektenlarven, Spinnen, Skorpionen etc. von den Augen der Anneliden. Sitzungsber. Naturf. Gesellsch. Dorpat. Bd. VIII.

1891. K. Kishinouye, The lateral Eye of Spiders. Zool. Anz. Bd. XIV.

1866. H. Landois, Die Raupenaugen (Ocelli compositi). Diese Zeitschr. Bd. XVI.

1883. Ray Lankester and Bourne, The minute Structur of the lateral and the central Eyes of Scorpio and Limulus. Quart. Journ. of Microsc. Sc. XXIII.

1864. F. Leydig, Das Auge der Gliederthiere.

1886. W. A. Locy, Observations on the development of Agelena naevia. Bull. of the Museum Comp. Zool. XII. No. 3.

1887. E. L. Mark, Simple Eyes in Arthropods. Bull. of the Mus. of Comp. Zool. XII.

1890. O. Pankrath, Das Auge der Raupen und Phryganidenlarven. Diese Zeitschr. Bd. XLIX.

1887. G. H. Parker, The Eyes in Scorpions. Bull. of the Mus. Comp. Zool. XIII. No. 6.

1896. G. H. Parker, Pigment migration in the Eyes of Palaemonetes. Zool. Anz. XIX. No. 506.

1897. G. H. Parker, Photomechanical changes in the retinal pigment cells of Palaemonetes, and their relation to the central nervous system. Bull. Mus. Comp. Zool. XXX.

1899. G. H. PARKER, The photomechanical changes in the retinal pigment of Gammarus. Bull. Mus. Comp. Zool. XXXV.
1887[1]. W. PATTEN, Studies on the Eyes of Arthropods. I. Development of the Eyes of Vespa, with Observation on the Ocelli of some Insects. Journ. of Morphology. I.
1887[2]. W. PATTEN, Studies on the Eyes of Arthropods. II. Eyes of Acilius. Journ. of Morphology. II.
1887[3]. W. PATTEN, Segmental sense-organ of Arthropods. Journ. of Morphol. II.
1888. J. PLATEAU, Recherches expérimentales sur la vision chez les Arthropodes. Bull. de l'Acad. de Belgique. XIV, XV et XVI.
1886. N. A. POLETAJEW, Über die Ocellen und deren Sehvermögen bei den Phryganiden. (Russisch.) Horae Soc. Entom. Rossicae. XVII.
1894. J. PURCELL, Über den Bau der Phalangidenaugen. Diese Zeitschr. Bd. LVIII.
1884. W. M. SCHIMKEWITSCH, Étude sur l'anatomie de l'épeire. Ann. Sc. natur. 6. Série. Zoologie. XVII.
1890. M. STEPHANOWSKA, La disposition histologique du pigment dans les yeux des Arthropodes sous l'influence de la lumière directe et de l'obscurité complète. Recueil. Zool. Suisse. V.
1878. B. LOWN THOMPSON, On the Modifications of the simple and compound Eyes of Insects. Philos. Trans. of the Soc. London. CLXIX.
1843. A. TULK, On the Anatomy of Phalangium opilio. Ann. Mag. nat. hist. XII.
1891. V. WILLEM, Sur la structure des Ocelles de la Lithobie. Comptes rendus de l'Acad. sc. Paris. CXIII.
1897. V. WILLEM, Les yeux et les organes postantennaires des Collemboles. Ann. Soc. Entom. Belgique. XLI.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen für sämmtliche Figuren:

Ct, Cuticula;
Hyp, Hypodermis;
Glk, Glaskörper;
Ir, Iris;
Mbr, Membran;
N, Kern;
N.opt, Nervus opticus;
Pg, Pigment;
Rt, Retina;
St, Stäbchen;
Zwz, Zwischenzelle.

Ich schicke voraus, dass, wenn ich von »Frontalschnitt«, »Sagittalschnitt« spreche, ich darunter die Schnittführung durch den Kopf des Insektes, nicht aber durch den Ocellus selbst oder durch sonstige Theile des Kopfes verstehe.

Tafel XXXIX.

Fig. 1. Cimbex sp. (Raupe). Längsschnitt durch die Linse und die angrenzende Cuticula. *1*, die äußere, *2*, die mittlere und *3*, die innere Schicht der Cuticula. In der Linse ist nur die äußerste dünne Schicht von den zwei übrigen scharf abgesetzt; die mittlere und die innere dagegen sind zusammengeflossen. Die mittlere und die innere Schicht in der Cuticula sind fein quer-

gestreift; diese Streifung geht in der Linse in eine Längsstreifung über; diese letztere ist nur in der proximalen Partie der Linse deutlich zu beobachten. Die an die Linse angrenzenden Theile der mittleren Schicht der Cuticula sind stark pigmentirt (*Ir*). Vergr. 365.

Fig. 2. Cimbex sp. (Raupe). Centralpartie der Linse bei starker Vergrößerung. In der Grundsubstanz der Linse sind mehrere Vacuolen zerstreut, welche gegen die Peripherie der Linse an Anzahl abnehmen. Unter diesen Vacuolen trifft man sowohl einfache ovale, als doppelte, deren einander zugewendete Flächen etwas abgeplattet erscheinen. Vergr. 1550.

Fig. 3. Cimbex sp. (Raupe). Glaskörperzellen im Querschnitt. Die Zellen sind sehr regelmäßig, polygonal; in zwei von ihnen bemerkt man den Kern (*N*). Vergr. 850.

Fig. 4. Perla bicaudata (Larve). Ein Stück von Glaskörper- und Retinaschicht im Längsschnitt. Oben an der Zeichnung sieht man die langen schmalen Glaskörperzellen (*Glk*) mit basal liegenden Kernen. Darunter befindet sich die Retinaschicht, welche aus Retinulae von je zwei Retinazellen besteht. Jede Retinula erzeugt in ihrem distalen Ende ein Stäbchen (*St*). Das letztere wird beiderseits von Protoplasmapartien der Retinazelle mit deutlicher querer Anordnung der besonders großen Waben (*a*) begrenzt. In der proximalen Partie finden sich die Kerne. Das Pigment koncentrirt sich an der Stelle, wo zwei Retinazellen einander berühren und besonders reichlich an der Grenze zwischen den einzelnen Retinulae. Vergr. 615.

Fig. 5. Cimbex sp. (Raupe). Frontalschnitt. Proximaler Theil der Linse (*L*), Glaskörper (*Glk*) und distaler Theil der Retina. Die distalen Enden der Glaskörperzellen sind etwas hervorgewölbt, dem entsprechend die proximale Fläche der Linse kleine Ausbuchtungen aufweist; an dieser Stelle bildet jede Glaskörperzelle eine Art von dünnem Saum (*s*), der aus einer Reihe kleiner Vacuolen und dazwischen verlaufenden Längszügen des Protoplasma gebildet wird. Weiter in proximaler Richtung sind die Zellen etwas eingeschnürt und in den auf diese Weise entstandenen Räumen sind besondere runde Zellen eingeschaltet (Ergänzungszellen, *Erz*). Die distalen Enden der Retinulae dringen etwas in die Glaskörperschicht ein, so dass die Glaskörperzellen mit ihren basalen Enden zwischen die Retinulae sich einsenken. Das Pigment ist, im Gegensatz zu den Ocellen anderer Insekten, nicht in den Retinazellen, sondern zwischen den einzelnen Retinulae abgelagert. Vergr. 430.

Fig. 6. Calopteryx splendens (Imago). Das distale Ende einer aus zwei Retinazellen bestehenden Retinula. Flächenansicht. Zwischen beiden Retinazellen ist ein Stäbchen (*St*) eingeschlossen. Das letztere erscheint als eine einfache gerade Leiste. Das Protoplasma der Retinazellen bildet an der Berührungsfläche mit dem Stäbchen eine schmale Alveolarschicht (*a*) von etwas größeren Waben; in den übrigen Theilen der Zellen sind die Waben kleiner und regellos angeordnet. Vergr. 1570.

Fig. 7. Apis mellifica (Puppe). Macerationspräparat, Eine aus zwei Retinazellen bestehende Retinula. Die Zellen berühren sich fast auf ihrer ganzen Länge; das Stäbchen (*St*) ist daher sehr lang. Die proximalen Enden der Retinazellen gehen unmittelbar in die Fasern des Nervus opticus (*N.opt*) über. Das Pigment (*Pg*) ist nur in der distalen Partie der Zellen abgelagert und findet sich nahe bei dem Stäbchen. Vergr. 1565.

Fig. 8. Apis mellifica (Puppe). Macerationspräparat. Eine aus drei

Retinazellen bestehende Retinula von einer noch sehr jungen Puppe. Das Stäbchen ist noch nicht ausgebildet, das Pigment ist nur spärlich vorhanden. Vergr. 1565.

Fig. 9. Apis mellifica (Puppe). Eine Gruppe von Retinulae, von welchen jede aus zwei, bezw. drei Retinazellen zusammengesetzt ist. Der gemeinsame Ast des Nervus opticus (*N.opt*) verzweigt sich in vier Ästchen, entsprechend der Zahl der vorhandenen Retinulae. Vergr. 1560.

Fig. 10. Calopteryx splendens (Imago). Eine Partie der Retina im Querschnitt. Distale, stäbchentragende Enden der Retinulae, von welchen einige aus drei, andere aus vier Retinazellen bestehen; das Rhabdom (*St*) der ersteren ist dreiflügelig, das der letzteren vierflügelig. Die einzelnen Retinulae finden sich in gewissem Abstand von einander, was noch deutlicher auf die gruppenartige Anordnung der Retinazellen hindeutet. Vergr. 1670.

Fig. 11. Perla bicaudata (Larve). Querschnitt durch die distale Partie der Retinazellen. Sechs Retinulae von je zwei Retinazellen und dazwischen liegende Glaskörperzellen (*Glk*) mit ihren Kernen. Die Stäbchen (*St*) bilden die Grenze zwischen beiden Retinazellen nur in der Mittelpartie von deren Berührungslinie. Beiderseits vom Stäbchen macht sich die wabige Struktur des Protoplasmas (*a*) besonders bemerkbar. Vergr. 965.

Fig. 12. Perla bicaudata (Larve). Querschnitt durch die mittlere Partie zweier Retinulae. Das Rhabdom (*St*) bildet die Grenzlinie zwischen den beiden die Retinula bildenden Retinazellen. Beiderseits des Rhabdoms besonders deutliche quere Anordnung der Waben des Protoplasmas (*a*). Vergr. 1480.

Fig. 13. Apis mellifica (Puppe). Querschnitt durch die distalen oder Stäbchentheile einiger Retinulae; die meisten Retinulae bestehen aus zwei Retinazellen und besitzen daher einfach lamellenförmige Stäbchen (*St*); in der Mitte eine aus drei Zellen bestehende Retinula mit dreiflügeligem Rhabdom. Vergr. 1210.

Fig. 14. Cimbex sp. (Raupe). Querschnitt durch die distale Partie zweier Retinulae. Jede Retinula besteht aus vier Zellen; das Rhabdom (*St*) erscheint daher auch viertheilig, indem jede Retinazelle ein, im Querschnitt hufeisenförmiges, Rhabdomer bildet. Pigmentzellen (*Pg*) liegen den Retinazellen an. Vergr. 1025.

Fig. 15. Syrphus sp. (Imago). Querschnitt durch die distale Partie der Retinazellen. Drei vollständig gezeichnete und neun angrenzende nur angedeutete Retinazellen liegen ganz dicht an einander. Die an ihren Berührungsflächen zur Ausbildung kommenden Stäbchen (*St*) erscheinen daher auf dem Querschnitt als Sechsecke. Das in den Retinazellen eingeschlossene Pigment findet sich hauptsächlich an der Wand der Retinazellen und wiederholt deren sechseckige Form. Vergr. 970.

Fig. 16. Apis mellifica (Puppe). Eine durch Maceration isolirte Retinula aus zwei Retinazellen bestehend. Die basalen Enden der Retinazellen sind künstlich abgerissen; das Stäbchen (*St*) ist in dieser Partie bloßgelegt und wellig gebogen. Vergr. 1565.

Fig. 17. Syrphus sp. (Imago). Sagittalschnitt. Eine Partie der Retina. Die distalen Enden der Retinazellen sind alle dicht an einander gelegt, während die proximalen etwas aus einander weichen und den Zwischenzellen (*Zwz*) Platz machen. Die proximalen Enden der Retinazellen (*Rt*) gehen in die Nervenfasern über, welche sich zu Bündeln vereinigen (*N.opt*). Vergr. 560.

Fig. 18. Calopteryx splendens (Imago). Das proximale Ende einer Retinazelle. In der Medianlinie der Zelle zieht eine Nervenfaser (*N.opt*) hindurch. Vergr. 1025.

Fig. 19. Calopteryx splendens (Imago). Die proximalen Enden zweier Retinazellen im Querschnitt. Neben dem Kern (*N*) sieht man eine Nervenfaser im Querschnitt (*N.opt*). Vergr. 1460.

Fig. 20. Apis mellifica (Puppe). Eine Zelle des Zwischengewebes in Theilung begriffen. Das Protoplasma ist nicht gleichmäßig in der Zelle vertheilt, sondern bildet feine Züge. In der Mitte die Kernspindel. Vergr. 2590.

Fig. 21. Eristalis tenax (Imago). Querschnitt durch die mittlere Region der Retinazellen (*Rt*). Die einzelnen Retinazellen sind allseitig von feinen Anastomosen der Ausläufer der Zwischenzellen (*Zwz*) umgeben. Vergr. 1550.

Fig. 22. Eristalis tenax (Imago). Querschnitt durch die proximale Partie der Retinazellen (*Rt*). Zwischen denselben befinden sich die Zellen des Zwischengewebes (*Zwz*), deren feine Ausläufer sich allseitig ausbreiten. Diese Fortsätze anastomosiren unter einander und bilden dadurch ein Netzwerk um die Retinazelle herum. Vergr. 955.

Fig. 23. Cimbex sp. (Raupe). Querschnitt durch die Fasern des Nervus opticus (*N.opt*). Jede Nervenfaser ist von feinen Fortsätzen der Zwischengewebszellen umsponnen, deren Kerne (*N*) daneben auch sichtbar sind. Vergr. 1020.

Fig. 24. Calopteryx splendens (Imago). Frontalschnitt. Seitlicher (rechter) Scheitelocellus. Die Längsachse der asymmetrisch gebauten Linse (*L*) steht schief zur cuticularen Kopfbedeckung. Die Linse ist allseitig von einer wulstartigen pigmentirten Verdickung der Hypodermis (*Ir*) umgeben. Die Glaskörperschicht (*Glk*) ist von der darunter liegenden Retinaschicht (*Rt*) nicht scharf abgesetzt; ihre Zellen schieben sich vielmehr zwischen dieselben ein. An der Stelle, wo die Retina in den Nervus opticus übergeht, ist eine deutliche Einschnürung, an welcher eine starke Ablagerung des Pigmentes stattfindet. Die Retinazellen sind von Pigment frei. Der ganze Ocellus sammt dem Nervus opticus ist von einer sehr stark pigmentirten Membran (*Mbr*) umgeben. Vergr. 460.

Tafel XL.

Fig. 25. Perla bicaudata (Larve). Sagittalschnitt. Seitlicher (linker) Scheitelocellus. Vergr. 240.

Fig. 26. Cimbex sp. (Raupe). Frontalschnitt. Ein Ocellus nach Entfernung des Pigmentes. Die Hypodermis ist an der Stelle, wo sie eine pigmentirte Verdickung (*Ir*) bildet, in eine Falte gebogen und geht in die Ausbuchtung der Linse hinein. In der distalen Partie des Glaskörpers (*Glk*) sind zwischen die eigentlichen Glaskörperzellen noch besondere »Ergänzungszellen« (*Erz*) eingelagert. Die Retina (*Rt*) besteht aus vierzelligen Retinulae. Vergr. 210.

Fig. 27. Apis mellifica (Imago). Sagittalschnitt. Medianer Scheitelocellus. Die stark entwickelte Linse (*L*) hat eine Einschnürung an der Stelle, wo sie in die Cuticula des Kopfes übergeht; diese rinnenförmige Vertiefung ist mit Iriszellen (*Ir*) ausgefüllt. Der proximalen Fläche der Linse liegt die Glaskörperschicht (*Glk*) unmittelbar an. Diese Schicht besteht aus niedrigen kubischen Zellen mit deutlichem Kern. In der centralen Partie des Ocellus sind die proximalen Enden der Retinazellen (*Rt*) pigmentirt, in der peripheren dagegen die distalen. Vergr. 225.

Die Figg. 28—36 beziehen sich auf die Entwicklung des Ocellus bei Apis mellifica.

Fig. 28. Sagittalschnitt. Medianocellus einer in die Larvenhaut eingeschlossenen Puppe. Der auf dem Schnitt getroffene Medianocellus (*Oc*) erscheint als eine linsenförmige Verdickung der Hypodermis (*Hyp*). Die den Ocellus bildenden

Zellen sind noch einschichtig angeordnet und unterscheiden sich von gewöhnlichen Hypodermiszellen nur durch ihre größere Länge und dichtere Lage. Es besteht schon die Verbindung des Ocellus mit dem Gehirn mittels des doppelten Nervus opticus (*N.opt*). Vergr. 300.

Fig. 29. Sagittalschnitt. Seitlicher Scheitelocellus. Beginn der Einsenkung, welche allerdings noch ganz schwach auf der Außenfläche des Ocellus angedeutet ist. Die Glaskörper- und die Retinaschicht (*Glk* und *Rt*) haben sich bereits differenzirt durch Auseinanderrücken der zuerst gleichartigen und in einer Ebene liegenden Hypodermiszellen. Vergr. 350.

Fig. 30. Sagittalschnitt. Medianocellus. Stark ausgeprägte Einsenkung. Die den Ocellus begrenzenden Theile der Hypodermisschicht sind ebenfalls einwärts gekrümmt und zugleich beträchtlich verdickt. Vergr. 94.

Fig. 31. Sagittalschnitt. Die verdickten, den Ocellus begrenzenden Partien der Hypodermis (spätere Iris) und das Loch (*Lch*), das an der Stelle des ins Innere des Kopfes hereingezogenen Ocellus erscheint. Dieses Loch entspricht dem linken Lateralocellus. *Ftz*, Fettzelle. Vergr. 300.

Fig. 32. Sagittalschnitt. In die Tiefe des Kopfes hereingezogener rechter Lateralocellus nach seiner Abtrennung von der Hypodermis. Vergr. 260.

Fig. 33. Frontalschnitt. Die beiden Lateralocellen nach sekundärer Verwachsung mit der Hypodermis. An * die unvollständige Verwachsung mit der verdickten Iris. Vergr. 225.

Fig. 34. Frontalschnitt. Die beiden Lateralocellen einer sehr jungen Puppe. Die schwach ausgebildeten Ocellen sind mit dem Gehirn durch die langen Nervi optici verbunden. *Tr*, Trachee. Vergr. 95.

Fig. 35. Frontalschnitt. Die beiden Lateralocellen einer alten Puppe. Die gut ausgebildeten Ocellen sind mit dem Gehirn durch die kurzen Nervi optici verbunden. Der Hohlraum an * existirt in Wirklichkeit nicht, sondern wird durch den proximalen Theil der Linse ausgefüllt. N^1opt, Nervus opticus des Medianocellus. Vergr. 225.

Fig. 36. Frontalschnitt. Linker Lateralocellus von einer alten Puppe. Die Linse (*L*) ist schon bedeutend entwickelt. Die eingebogenen Theile der Hypodermis, die früher das Loch begrenzt haben (*Ir*), sind sehr stark verdickt, besonders der linke, und seitlich fest mit dem Glaskörper (*Glk*) des Ocellus verwachsen. Die Glaskörperschicht ist sehr mächtig entwickelt und besteht aus stark in die Länge gestreckten Zellen. Die Retinazellen (*Rt*) sind deutlich in die Retinulae gruppirt, haben die Stäbchen (*St*) voll ausgebildet und sind stark pigmentirt, wobei im linken Theil des Ocellus die Pigmentirung auf die distalen Spitzen der Retinazellen sich beschränkt, im rechten dagegen auf die proximalen. Vergr. 245.

Beobachtungen und Versuche über die Verdauung und Bildung der Kohlenhydrate bei einem amöbenartigen Organismus, Pelomyxa palustris Greeff.

Von

Antonín Štolc

(Prag).

Mit Tafel XLI und XLII.

Die vorliegende Arbeit wurde im Jahre 1892 begonnen, sodann während der folgenden Jahre bis 1899 fortgesetzt, wo dieselbe zu einem befriedigenden Abschluss gelangen konnte. Einen Theil der Untersuchungen habe ich während des Sommersemesters 1893 im Laboratorium des Herrn Prof. O. Bütschli in Heidelberg ausgeführt. Ich erfülle hiermit nur eine angenehme Pflicht, wenn ich an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer für die mir zu Theil gewordene wissenschaftliche Beihilfe meinen aufrichtigen und herzlichen Dank erstatte.

I.

In meinem Bestreben die Frage der Verdauung und Bildung von Kohlenhydraten bei Pelomyxa palustris zu erforschen erkannte ich, dass den Grundstein dieser Frage die Erforschung der sog. Glanzkörper (nach ihrem Entdecker Greeff) bildet. Diese in der Regel kugelig (zuweilen jedoch fast unregelmäßig) geformten Körper finden sich zahlreich und beständig im Plasmaleibe der Pelomyxa vor, was auf eine wichtige Rolle im Dienste dieses Organismus hinweist.

Nach einer langen Versuchsreihe wurde in chemischer Hinsicht die Möglichkeit einer Identität mit verschiedenartigen Stoffen ausgeschlossen, indem z. B. durch die Millon'sche Probe die Nichtexistenz von eiweißartigen Stoffen in den Glanzkörpern nachgewiesen wurde, etc. Ich kam dann zu der Erkenntnis, dass die Glanzkörper aus einer Hüllmembran und dem von ihr begrenzten Inhalt bestehen,

welcher als Glykogen zu deuten ist, während die Hülle selbst aus einem schwer löslichen Kohlenhydrat zusammengesetzt ist.

Der Inhalt der Glanzkörper hat eine Reihe von Eigenschaften mit den für das Glykogen charakteristischen gemein. In dem Folgenden sollen sie der Reihe nach angeführt werden, während zugleich der Übersichtlichkeit halber auch die Eigenschaften der Hüllmembran zur Sprache gelangen sollen.

1) Das Glykogen erscheint als ein amorpher, schneeweißer Körper. Eben so bieten sich die Glanzkörper der mikroskopischen Betrachtung als glänzende, schneeweiße Körper dar. Diese weiße Beschaffenheit rührt von dem Inhalte her, denn die Hüllmembran ist im isolirten Zustande glashell, durchsichtig. Unter dem Polarisationsmikroskope wird keine Doppelbrechung an den Glanzkörpern beobachtet, sie verhalten sich also wie isotrope Körper.

2) Das Glykogen ist im Wasser löslich. Der Inhalt der separirten Glanzkörper löst sich im Wasser auf, während die Hüllmembranen ungelöst zurückbleiben. Bei der Auflösung quellen die Glanzkörper vorerst unter sichtbarer Volumenzunahme auf. An größeren mit dünner Hüllmembran versehenen Körpern reißt diese alsbald durch, während der Inhalt in dem Wasser sich verliert, bis schließlich nur die gefaltete Haut zurückbleibt. Bei kleineren und mit dickerer Membran versehenen Körpern findet kein Platzen der ersteren statt, vielmehr diffundirt der Inhalt durch die Hülle in das umgebende Wasser hinaus. In diesem Falle bewahrt die Membran bis zur Entleerung des Inhalts ihre glatte Oberfläche und ihre ursprüngliche Gestalt (vgl. Taf. XLII, Fig. 17).

Die Auflösung des Inhaltes geht keineswegs bei allen Glanzkörpern gleich rasch vor sich. Das scheint einerseits mit der Beschaffenheit der Hüllmembran, andererseits mit dem jeweiligen Zustande des Inhaltes der einzelnen Glanzkörper zusammenzuhängen. So fand ich z. B. an einem Individuum der Pelomyxa den Inhalt der isolirten, auf dem Objektträger im destillirten Wasser befindlichen Glanzkörper innerhalb $^1/_4$ Stunde sämmtlich aufgelöst; bei anderen Individuen brauchte es dazu eines Zeitraums von $^1/_2$, 2, 12, ja sogar bis 24 Stunden. Zuweilen sind bei einem und demselben Individuum die Glanzkörper ungleich löslich, indem z. B. ein Theil derselben schon in 2 Stunden, ein anderer (größerer) in 12 Stunden und der Rest in 24 Stunden den Inhalt verliert. Es kommen schließlich Glanzkörper vor, deren Inhalt sehr langsam aufgelöst wird. So kamen Individuen zur Beobachtung, deren Glanzkörper erst im Ver-

laufe von 2, 3, ja mehreren Tagen ihren Inhalt aufgelöst hatten, wobei das angewandte destillirte Wasser jede 24 Stunden erneuert wurde.

Die Vermuthung, dass die Schnelligkeit der Auflösung unter Anderem von dem Zustande der Glanzkörper abhängt, wird durch die Beobachtung gestützt, dass der Inhalt bei denjenigen Glanzkörpern rasch aufgelöst wurde, bei denen seine Ansammlung kurz vorher stattgefunden hat, während umgekehrt eine langsame Auflösung nur bei jenen Körpern sich beobachten ließ, bei denen eine frische Anhäufung des Inhalts nicht konstatirt werden konnte. Eine solche ist aber experimentell leicht zu erzielen, wie später mitgetheilt werden soll.

3) Mit Jod giebt das Glykogen eine charakteristische Färbung. Zum Vergleiche wandte ich ein aus dem Laboratorium des Herrn Prof. HORBACZEWSKI mir zur Verfügung gestelltes Präparat an. Auf einem Objektträger wurden die Glanzkörper im destillirten Wasser isolirt und vom Rande des Tropfens etwas Glykogenpulver zugesetzt. Der Zusatz einer Jodjodkaliumlösung bewirkte eine gleichzeitige und übereinstimmende, gleich intensive braunrothe Färbung des Glykogens und der Glanzkörper. Denselben Farbenton von derselben Intensität erhielt ich bei gleicher Versuchsanordnung mit einer Jodtinktur. Behufs eines weiteren Vergleiches verfolgte ich nun den Verlauf der Jodreaktion direkt unter dem Mikroskope. Bei behutsamer Behandlung der unter einem Deckglase im destillirten Wasser befindlichen isolirten Glanzkörper mit der Jodtinktur trat zuerst eine weinrothe, dann aber mit der fortschreitenden Speicherung des Jodes immer mehr braunrothe Färbung zu Tage. Es färbt sich hierbei sowohl der Inhalt, als auch die Hülle. Davon kann man sich an solchen Glanzkörpern überzeugen, deren Inhalt vom Wasser rasch aufgelöst wird. An solchen Körpern berstet zuweilen während der Jodfärbung die Hülle und lässt den Inhalt hervorquellen. In solchem Falle lässt sich dann zweifellos konstatiren, dass beide Komponenten der Glanzkörper mit Jod gefärbt sind. Die Hüllmembranen für sich allein (ohne Inhalt), wie man sie erhält, wenn man frisch mit Inhalt gefüllte Körper 24 Stunden im destillirten Wasser liegen lässt, färben sich mit Jod nur noch schwach braunroth.

4) Im Alkohol ist das Glykogen unlöslich. Die Glanzkörper sind ebenfalls im Alkohol unlöslich, und zwar sowohl ihr Inhalt, als auch die Hüllmembran. Davon überzeugt man sich z. B. auf Grund des folgenden Versuches: Ein Theil der Glanzkörper von einem und

demselben Individuum wird in destillirtes Wasser gebracht, der andere Theil in absoluten Alkohol übergeführt. Man findet dann, dass im destillirten Wasser im Verlaufe von 24 Stunden der Inhalt aller Glanzkörper gelöst wurde, während die im Alkohol beobachteten Körper selbst nach 24 Stunden total ungelöst bleiben.

5) In koncentrirter sowie verdünnter Kalilauge löst sich das Glykogen auf. (Diese Eigenschaft wird bekanntlich bei der Gewinnung des Glykogens aus der Leber benutzt.) Die Glanzkörper sind in der Kalilauge vollständig löslich und zwar betrifft dies sowohl den Inhalt als auch die Hüllmembran derselben.

6) In koncentrirter sowie verdünnter Salzsäure löst sich das Glykogen auf. (Auch diese Eigenschaft wird bei dessen Darstellung aus dem Lebermateriale verwerthet.) Was die Glanzkörper betrifft, so löst sich in der Salzsäure nur ihr Inhalt, während die Hüllmembranen ungelöst zurückbleiben.

7) In einem Gemenge von koncentrirter Salpeter- und Schwefelsäure wird das Glykogen aufgelöst (es bildet sich Dinitroglykogen), eben so in koncentrirter Salpeter- oder Schwefelsäure für sich allein. Durch die drei genannten Reagentien wird an Glanzkörpern nur der Inhalt aufgezehrt, während die Hüllmembranen ungelöst zurückbleiben.

8) Gerbsäure schlägt das Glykogen aus seinen Lösungen nieder. Hiernach zu urtheilen, sollte also der Inhalt der Glanzkörper in Tanninlösungen unlöslich sein. Dass dies wirklich der Fall ist, erhellt aus folgendem Versuche. Ein Theil der aus einem und demselben Individuum isolirten Glanzkörper wird auf dem Objektträger in destillirtem Wasser behalten, der andere Theil in eine Gerbsäurelösung überführt. Im ersten Falle ist innerhalb 24 Stunden der gesammte Inhalt der Glanzkörper gelöst, im zweiten dagegen bleiben sowohl die Membranen als auch der Inhalt der Glanzkörper ungelöst und es ändert sich nichts an der Sachlage, wenn man nach längeren Pausen das Tanninpräparat wiederholt durchmustert. Die Glanzkörper sammt ihrem Inhalt bleiben auch fernerhin ungelöst.

9) Von Barythydratlösungen wird das Glykogen aus seinen Lösungen gefällt. (Es bildet sich eine Baryumverbindung des Glykogens.) Soll also der Inhalt der Glanzkörper aus Glykogen bestehen, so muss der erstere im Barytwasser unlöslich sein. Diese Voraussetzung wird durch das Experiment bestätigt. Die aus einem Individuum isolirten Glanzkörper, von denen sichergestellt wurde, dass sie bereits in $^1/_4$ Stunde ihren Inhalt an das Wasser abgeben, wurden zum Theil auf dem Objektträger in Barytwasser überführt. Nach

24stündiger Beobachtung und eben so an den folgenden Tagen habe ich sowohl die Hüllmembranen als auch den Inhalt der Glanzkörper vollständig intakt d. h. ungelöst vorgefunden.

10) Ammoniakalischer Bleiessig schlägt das Glykogen aus seinen Lösungen nieder. Auch in diesem Falle lässt sich also mit Sicherheit schließen, dass der Inhalt der Glanzkörper, wenn er aus Glykogen bestehen soll, in ammoniakalischem Bleiessig unlöslich sein muss. Der Versuch wurde ähnlich wie mit Barytwasser ausgeführt; in der That fand ich, dass sowohl der Inhalt, als auch die Hüllmembranen der Glanzkörper in ammoniakalischem Bleiessig unlöslich sind.

11) Mit verdünnten Säuren erwärmt geht das Glykogen in Zucker (Glykose) über. Soll also der Inhalt der Glanzkörper aus Glykogen bestehen, so muss er unter den genannten Umständen dieselbe Veränderung erfahren. Den betreffenden Versuch habe ich in folgender Weise angestellt. Es wurde eine größere Anzahl von Pelomyxa-Individuen genommen, und zwar von solchen, welche neben zahlreichen Glanzkörpern meist keine Nahrung mehr enthielten. Nach sorgfältigem Abwaschen in destillirtem Wasser und Zerreiben auf einem Objektträger wurde der so erhaltene Plasmabrei in eine kleine Eprouvette übergeführt und gleiche Theile destillirten Wassers und Salzsäure hinzugefügt. Nach längerem Erwärmen über einer Weingeistflamme und schließlicher Abkühlung der Flüssigkeit wurde zuerst etwas Kalilauge bis zur deutlich alkalischen Reaktion, sodann einige Tropfen einer Fehling'schen Lösung zugesetzt. Ein abermaliges kurzes Erwärmen ließ einen schön gelben Niederschlag von Kupferoxydul entstehen, als Beweis dessen, dass eine reducirende Substanz in der Flüssigkeit vorhanden war. Dieser Versuch ist keineswegs einwandfrei. Man kann einwenden, dass die reducirende Substanz möglicherweise aus dem Protoplasma, oder aus den Nahrungsresten, oder aber schließlich aus den Hüllmembranen der Glanzkörper stammte. Nichtsdestoweniger gewinnt das positive Versuchsresultat an Werth im Vereine mit den schon vorhin angeführten Übereinstimmungen und mit der nächstfolgenden Beobachtung. Es war zuweilen möglich einzelne von Nahrungsresten gänzlich freie Pelomyxa-Individuen, welche zahlreiche und große Glanzkörper enthielten, ausfindig zu machen. Wurden solche Individuen auf einem Objektträger so zerrieben, dass die Glanzkörper möglichst isolirt lagen, so bewirkte ein Zusatz von koncentrirter Schwefelsäure bei vorsichtigem Erwärmen zuerst eine Lösung des zerriebenen Materials und zugleich

ein Rothwerden der so entstandenen Flüssigkeit. Später wurde dieselbe dunkel mit einem Stich ins Rothe, schließlich aber ganz schwarz. In einem glücklichen Falle, wo das zurückgebliebene Protoplasma eine größere Anzahl von Glanzkörpern umgab, konnte ich feststellen, dass die Färbung von jenen Stellen herrührt, wo die Glanzkörper vorhanden waren. Man sieht aus dieser Beobachtung, dass die mit Schwefelsäure erwärmten Glanzkörper denselben Veränderungen unterliegen, welchen überhaupt Kohlenhydrate bei Erwärmung mit Schwefelsäure unterworfen sind, dass somit diese Reaktion die kohlenhydratartige Beschaffenheit der Glanzkörper bestätigt. Auch diese Beobachtung gewinnt an Werth nur im Vereine mit den schon angeführten Übereinstimmungen, denn das gleiche Verhalten gegen Schwefelsäure zeigen auch andere organische Verbindungen.

12) Durch diastatische Enzyme: Ptyalin, Pankreas-Diastase und pflanzliche Diastase wird das Glykogen verzuckert, indem es in Maltose verwandelt wird. Ich beobachtete das Verhalten der Glanzkörper im Speicheldrüsensekret, im Wasser- und Glycerin-Auszug des Pankreas aus Rindern und in einer angesäuerten Lösung von Pflanzendiastase. Die Beobachtungen wurden an dem Objektträger bei Zimmertemperatur und bei erhöhter Temperatur vorgenommen. Bei Beobachtungen mit dem Pankreasextrakt wurde die Möglichkeit einer bakteriellen Wirkung durch einen Zusatz von Chloroform ausgeschlossen. Ich fand nun in allen den eben genannten Fällen, dass der Inhalt der Glanzkörper bei Gegenwart von diastatischen Enzymen aufgelöst wird, während die Hüllmembranen ungelöst zurückbleiben (vgl. Taf. XLII, Fig. 18 u. 18*). Die Gegenwart der Maltose gelang es mir in Folge der Kleinheit des Gegenstandes und des umständlichen Verfahrens nicht zu konstatiren.

II.

Aus den angeführten Übereinstimmungen schloss ich, dass der Inhalt der Glanzkörper aus Glykogen und die Hüllmembran aus einem schwerer löslichen Kohlenhydrate besteht. Ich schritt sodann zur Beobachtung der Veränderungen, welche die Glanzkörper während des Lebens der Pelomyxa erfahren. An frisch vom Standorte (Ládví bei Ďáblice nächst Prag) in Glasflaschen mitgebrachtem Materiale fand ich, dass die Pelomyxen Anfangs munter an den Glaswänden herumkrochen. Ihre Form war walzenförmig (genauer gesagt biskuitförmig) und im Inneren des Plasmaleibes fanden sich nebst frischer Nahrung zahlreiche Glanzkörper, die von der Größe der Kerne oder

größer als die letzteren waren. Später sah ich, dass in demselben Maße als die Nahrung im Wasser der Flasche verschwand, allmählich die Kriechbewegungen der Pelomyxen an den Glaswänden eingestellt wurden, so dass man späterhin immer zahlreichere kugelig zusammengezogene, fast unbewegliche Individuen im Schlamme des Gefäßes antreffen konnte. Zu dieser Zeit enthielt das Protoplasma der kugeligen Pelomyxa-Individuen nur wenig Nahrung mehr und die Glanzkörper erschienen kleiner. Schließlich, gewöhnlich nach einem Monat von der Zeit ab, wo das Material frisch aus der Natur herbeigeholt wurde, fand ich die Pelomyxen am Grunde des Gefäßes im Schlamme eingesenkt, den Plasmaleib kugelig zusammengezogen, unbeweglich, von blassweißer Farbe. Im Inneren des Plasmakörpers waren keine Nahrungspartikel mehr vorhanden, man fand da nur Kerne, symbiotische Bakterien, ein Häufchen Sandkörner und Glanzkörper von wesentlich verändertem Aussehen. Erstens hat die Größe der letzteren bedeutend abgenommen, indem ihr Durchmesser nur zwei oder ein Sechstel der Kernbreite[1] betrug, zweitens war aber der Inhalt gänzlich erschöpft, so dass nur die durchsichtigen Hüllen zurückgeblieben sind. Außerdem fanden sich die Glanzkörper nicht wie früher einzeln im Plasmakörper zerstreut, sondern gewöhnlich bildete eine kleinere oder größere Anzahl derselben dichte, wie zusammengeklebte Gruppen von rosenkranzförmiger oder anderer, unregelmäßiger Gestalt. Mit diesen Erfahrungen ausgerüstet, trat ich nun an die Ausführung der entscheidenden Versuche heran.

Am 9. Oktober (1893) wurden zwei mit nahrungsfreiem Wasser gefüllte und je ein isolirtes Pelomyxa-Individuum enthaltende schmale Glasgefäßchen in einem größeren Wassergefäße untergetaucht und beide mit je einem Deckgläschen lose zugedeckt, so dass die Kommunikation mit dem umgebenden wässerigen Medium nicht unterbrochen wurde. Am Anfange des Versuches enthielten beide Exemplare eine Unzahl großer Glanzkörper, welche bei dem ersten Individuum im Maximum 10 Sechstel, bei dem zweiten im Maximum 20 Sechstel der Kernbreite maßen. Am 16. Otober wurden die der Nahrungszufuhr beraubten Exemplare mikroskopisch untersucht, wobei sich herausstellte, dass die Glanzkörper in beiden Fällen an Dimensionen abgenommen hatten. Bei dem ersten Individuum erreichte der Durchmesser der Glanzkörper maximal 7 Sechstel, bei dem anderen

[1] Der größeren Übersichtlichkeit halber werden im Folgenden die Dimensionen der Glanzkörper stets auf den Durchmesser der Kerne als Einheit bezogen.

10 Sechstel der Kernbreite. Hierauf wurden die beiden Individuen in die früheren Versuchsbedingungen zurückgesetzt und nicht früher als am 23. Oktober durchmustert. Es ergab sich, dass die Größe der Glanzkörper noch mehr abgenommen hatte, während der Inhalt der letzteren vollständig erschöpft war. Bei dem ersten Individuum sank die Größe der Glanzkörper auf maximal 2 Sechstel, bei dem zweiten auf maximal $1^1/_2$ Sechstel des Kerndurchmessers. Im weiteren Verlaufe des Versuches fand ich bei abermaliger Durchmusterung des ersten Exemplares am 27. Oktober, dass die Dimensionen der Glanzkörper nicht mehr abgenommen hatten, da die Glanzkörper immer noch 2 Sechstel der Kernbreite maßen.

Aus dem Resultate des angeführten Versuches muss geschlossen werden, dass die an Nahrungsmangel leidenden Individuen gezwungen wurden, das in den Glanzkörpern angehäufte Reservematerial anzugreifen, um dasselbe im Stoffwechsel wieder zu benutzen. Diese Entleerung der Glanzkörper ist aber mit einer Verkleinerung derselben bis zu einer bestimmten minimalen Größe verbunden.

Außer diesem Versuche habe ich in verschiedenen Zeitabschnitten noch eine ganze Reihe ähnlicher angestellt, welche stets von dem gleichen Resultate begleitet waren. Im Folgenden sollen aus dem Protokoll noch 4 solche Versuche angeführt werden.

1) Ein im November 1896 in obiger Weise isolirtes und behandeltes Individuum, dessen zahlreiche Glanzkörper am Anfang des Versuches im Maximum 10 Sechstel des Kerndurchmessers maßen, zeigte nach 14 Tagen eine weitgehende Erschöpfung und Volumenabnahme der Glanzkörper, indem die Breite derselben höchstens zwei Sechsteln der Kernbreite gleich kam.

2) Ein Individuum, welches am 26. November 1896 einem langen, mit dem Schlammwasser des Standorts gefüllten Kulturglase entnommen wurde, besaß eine Menge inhaltsreicher Glanzkörper, deren Größe im Maximum 7 Sechsteln des Kerndurchmessers entsprach. Zur üblichen Isolirung der Pelomyxa diente ein kleines, mit filtrirtem Schlammwasser bis obenan gefülltes Cylindergefäß, dessen Mündung zuletzt einen dichten Verschluss aus Pergamentpapier erhielt. Das Ganze wurde schließlich in einem großen Wassergefäße untergetaucht. Am 9. December fand die Durchmusterung des eingeschlossenen Individuums statt. Sein Plasmaleib erschien weiß, enthielt keine Nahrung und führte ausnahmslos nur inhaltsleere Glanzkörper, deren Breite höchstens 5 Sechstel des Kerndurchmessers einnahm.

3) Ein Individuum wurde am 23. April 1898 aus dem Schlamme

eines im März desselben Jahres mit frischem Materiale gefüllten Glasgefäße isolirt. Es enthielt zahlreiche Glanzkörper, deren Breite im Maximum 3 Sechsteln des Kerndurchmessers gleichkam, während der Inhalt noch nicht resorbirt war. Die Isolirung geschah auf dieselbe Weise, wie in dem vorigen Versuche angegeben wurde, indem ein mit filtrirtem Schlammwasser und dem Thiere beschicktes oben zugebundenes Röhrchen in das ursprüngliche Kulturgefäß mit Schlamm und Schlammwasser eingesenkt wurde. Nach 5 Tagen untersucht erschien das Individuum vollkommen weiß, nahrungsfrei und enthielt vollkommen erschöpfte, kleine Glanzkörper, deren Breite höchstens 2 Sechsteln des Kerndurchmessers entsprach.

4) Ein Individuum wurde am 21. Mai 1898 einem Glase entnommen, welches am 12. Mai desselben Jahres mit frisch vom Standort hergebrachten Materiale gefüllt war. Im Plasmakörper fanden sich zahlreiche Glanzkörper vor, deren Breite im Maximum 3 Sechsteln der Kernbreite entsprach, während der Inhalt noch nicht der vollständigen Resorption anheimfiel. Die Isolation fand in derselben Weise statt, wie beim Versuche 2 und 3 angegeben wurde. Am 24. Mai ergab die mikroskopische Untersuchung des nun vollständig weißen, fast nahrungsfreien Individuums, dass die Glanzkörper völlig erschöpft waren und nur $2^1/_2$ Sechstel des Kerndurchmessers an Breite maßen.

Ich habe nachgewiesen, dass die Glanzkörper selbst bei vollständiger Aushungerung niemals aus dem Plasmaleibe der Pelomyxa verschwinden. Es verschwindet zwar ihr Inhalt, aber die Hüllmembranen bleiben zurück, wenngleich deren Flächendimensionen bis zu einem Minimum abnehmen. Solche stark eingegangene Membranen werden mit Jod nur gelbbraun gefärbt, während, wie schon oben angeführt wurde, die vorher mit frischem Inhalt gefüllten durch Jodreagentien eine schwach rothbraune Färbung erfahren. Diesen Thatsachen lässt sich nur so viel entnehmen, dass während der Erschöpfung des Inhaltes und Hand in Hand mit der Verkleinerung der Membranen die letzteren gewisse, nicht näher zu charakterisirende Veränderungen erfahren.

Zu dem vollständigen Erschöpfen der Glanzkörper tritt noch ihr Zusammentritt zu kleineren oder größeren Gruppen, die Agglutination hinzu, wie ich durch direkte Beobachtung und an der Hand von zahlreichen Versuchen sicherstellen konnte. Interessant ist hierbei noch der Umstand, dass die Agglutination der Glanzkörper schließlich von einer solchen der Kerne begleitet ist. Die mit stäbchenförmigen Bakterien bedeckten im Inneren einen kurzen und breiten, knäuelig

gewundenen Chromatinfaden und oft größere, glänzende Kügelchen enthaltenden Kerne treten zu zwei, drei bis mehreren in Gruppen zusammen. Werden nun von Neuem solche Bedingungen geschaffen, dass die Glanzkörper sich mit Inhalt füllen können, so trennen sich die letzteren wieder nach und nach von einander und dasselbe geschieht auch mit den agglutinirten Kernen. Ob die Zusammenballung der Glanzkörper einerseits und der Kerne andererseits in einer ursächlichen Beziehung zu einander steht, bleibt mir räthselhaft. Es ist nicht ausgeschlossen, dass diese Agglutination in letzter Instanz rein physikalisch-chemischer Natur ist. Ich stelle mir vor, dass bei vollständiger Aushungerung im Protoplasma ein einheitlicher chemischer Zustand entsteht, dem zufolge ein im Protoplasma vorhin gelöster klebriger Stoff sich niederschlägt. Hierdurch wird vorzugsweise die Oberfläche der Glanzkörper und der Kerne klebrig, so dass dieselben beim Zusammenstoß an einander haften müssen. Für diese Ansicht spricht ja auch die von mir gemachte Beobachtung, dass die Glanzkörper nicht nur unter einander, sondern zuweilen auch mit den Kernen sich fest vereinigen. Wenn diese Gruppen wieder einmal später in ihre Bestandtheile aufgelöst werden, falls nämlich die Glanzkörper Gelegenheit hatten sich mit neuem Inhalt zu füllen, so lässt sich dies in der Weise erklären, dass der Klebestoff in Folge veränderter chemischer Verhältnisse im Inneren des Protoplasmas wieder aufgelöst wird, wodurch eine Lockerung und schließliche Trennung der Glanzkörper und Kerne zu Stande kommt.

III.

Nachdem ich die Natur der Glanzkörper erkannt und deren Veränderungen im Verlaufe des Lebensprocesses studirt hatte, trat ich an die Frage heran, welche Nährstoffe auf die Bildung der Glanzkörper, insbesondere deren Inhaltes, Einfluss haben. Zu diesem Zwecke habe ich folgende Stoffe untersucht: 1) Kohlenhydrate und Glykoside, 2) eiweißartige Substanzen und 3) Fette. Bei meinen Versuchen wurde die als Kardinalbedingung betrachtete Regel befolgt: die Verhältnisse in der Natur womöglich nachzuahmen. Es wurde theils frisch herbeigeholtes, in langen Flaschen aufbewahrtes (ich bezeichne die betreffenden Gefäße auch weiterhin als »lange«) Material verwendet, theils dauernd kultivirtes, welches in einem breiten und großen Glasbehälter (von 26 cm Breite und 13 cm Höhe) sich befand. Dieses Gefäß (ich nenne es weiterhin stets das »große Gefäß«) enthielt das vom Standorte (Ládví bei Ďáblice nächst Prag)

mitgebrachte Schlammwasser sammt den darin befindlichen Pflanzen und Thieren, darunter zahlreiche Pelomyxa-Individuen. Das verdunstete Wasser wurde zeitweilig durch frisches Leitungswasser (Flusswasser) ersetzt, während in größeren Zeiträumen kleine Stückchen Gelatine, Abschnitte reinen Filtrierpapiers und kleinere Baumwollklumpen in das Gefäß eingebracht wurden. Unter diesen Verhältnissen kamen die Pelomyxen gut fort und man fand sie meist an den Papier- und Baumwollstücken angesammelt. Für die unverändert günstige Beschaffenheit des Kulturmediums sprach ferner das konstante Auftreten eines Oligochäten der Gattung Dero und das Fortkommen der sonst in der Kultur sehr heiklen Infusorien der Gattung Spirostomum, welche am Standorte stets die Pelomyxa begleiten.

Je nach Bedarf wurden einzelne Individuen entweder dem frischen Materiale oder der großen Zimmerkultur entnommen und dann in je ein kleines Glasgefäß isolirt. Die letzteren waren von drei verschiedenen Größen und Dimensionen, theils »kurz« (2 cm breit und $1^1/_2$ cm hoch), theils »lang« ($1^1/_2$ cm breit und 7 cm hoch), theils »schmal« (7 mm breit und 5 cm hoch). Um Weitschweifigkeiten zu vermeiden, werde ich künftighin nur diese abgekürzten Bezeichnungen anwenden. In das eine oder das andere kleine Glasgefäß habe ich Wasser je nach Bedarf aus den langen Gefäßen oder dem großen Behälter eingegossen, hierauf mit einer Pipette das Versuchsthier und dann die zu untersuchende Nahrung eingeführt. Die kleinen Gefäße wurden hängend oder stehend in den langen Gefäßen oder dem großen Kulturbecken dauernd untergetaucht gehalten. Diese Einrichtung hatte den Vortheil, dass trotz der unerlässlichen Isolirung doch die Kommunikation des Versuchsthieres mit dem fast natürlichen Medium der größeren Gefäße unterhalten werden konnte. Behufs besserer Isolirung habe ich zuweilen die kleinen Glasgefäße mit je einem Deckgläschen lose zugedeckt, so dass durch die zwischen dem letzteren und der Mündung der Glasgefäße befindlichen kleinen Löcher der Austausch von Wasser etc. unbehindert stattfinden konnte. Es sei noch bemerkt, dass die Kulturversuche in den kleinen Gefäßen für sich oder gar unter dem Deckglase, wie ich dieselben in der ersten Zeit meiner Untersuchungen angestellt hatte, erfolglos waren, weil unter diesen Bedingungen Pelomyxa sich abnormal verhält und meist bald abstirbt. In dem Folgenden führe ich die Ergebnisse meiner Beobachtungen und Versuche an betreffs der Ernährung der Pelomyxa mit A. Kohlenhydraten und Glykosiden, B. eiweißartigen Substanzen und Glykogen, C. mit Fetten.

A. Kohlenhydrate und Glykoside.

Meine Untersuchungen habe ich vorerst mit der Weizenstärke und deren verschiedenen Zuständen, dann mit anderen Stärkesorten ausgeführt. Als Isolirungsgefäße dienten von den oben genannten drei Gefäßarten nur die »kurzen« und die »langen« Gefäßchen. Der Anfang wurde mit roher Weizenstärke gemacht, wobei ich natürlich früher unter dem Mikroskope mich vergewisserte, dass die Stärke intakt und somit für meine Zwecke brauchbar war. Je nach Bedarf wurde entweder volle 24 Stunden oder 1 Stunde, oder noch kürzere Zeit lang gefüttert, während die Beobachtung gewöhnlich nach 24 Stunden oder in kürzerer Zeit, oder aber in verschieden langen Zeiträumen vorgenommen wurde. Da fand ich nun, dass die mit roher Stärke 24 Stunden lang gefütterten Thiere, mit den Körnern so erfüllt waren, dass die andere Nahrung dagegen fast verschwand. Zahlreiche Körner ließen deutliche Korrosionen bemerken, ähnlich, wie man dies an der mit diastatischen Enzymen behandelten Weizen- oder Gerstenstärke sehen kann[1]. Auf den Taf. XLI und XLII, Figg. 1—16 sind die von Pelomyxen korrodirten Stärkekörner abgebildet, wie sie nach 24stündigem, resp. kürzerem oder längeremAufenthalt im Plasmaleibe des betreffenden Versuchsthieres erscheinen. Ich fand an Weizenstärke folgende Modi der Korrosionen.

a. Bildung von radiär von der Peripherie gegen das Centrum des Kornes verlaufenden Kanälchen und stellenweise Erweiterung der letzteren je nach der Löslichkeit der zu passirenden Schichten (Taf. XLI, Fig. 4 *d*; Taf. XLII, Fig. 16 *c*, *f*, *s*).

b. Bildung von Hohlsegmenten, welche, von der Peripherie ausgehend, gegen das Centrum des Kornes zu fortschreiten, während hierbei die bloßgelegten löslicheren Schichten stärker angegriffen werden, als die minder löslichen (Taf. XLI, Fig. 7 *a*; Fig. 11 *B*, *h*).

c. Erweiterung der im Centrum des Kornes vorhandenen Risse je nach der Löslichkeit der von ihnen tangirten Schichten (Taf. XLI, Fig. 7 *g*; Fig. 8 *a*; Fig. 13 *C*, *d*, *f*, *h*).

d. Erweiterung der auf der Kante des Stärkekornes befindlichen peripherischen Risse je nach der Löslichkeit der von ihnen tangirten

---

[1] Siehe die betreffenden Beschreibungen und Abbildungen für Weizenstärke bei BARANETZKI, Die stärkeumbildenden Fermente in den Pflanzen, Leipzig 1878; ferner für Gerstenstärke: ARTHUR MEYER, Untersuchungen über die Stärkekörner, Jena 1895.

Schichten (Taf. XLI, Fig. 11 *B*, *o*, *p*, *r*; Fig. 13 *A*, *b*; Fig. 14 *a*; Taf. XLII, Fig. 15 *h*; Fig. 16 *z*).

e. Bildung und Erweiterung von Kanälchen, welche in der Fläche der Schichten sich hinziehen (Taf. XLI, Fig. 14 *g*; Taf. XLII, Fig. 16 *b*, *e*, *u*).

f. Totale Auflösung einzelner Schichten, wodurch die Schichtung im Vergleiche mit intakten Stärkekörnern deutlicher wird, indem die minder löslichen Schichten von den leichter löslichen sich besser abheben (Taf. XLII, Fig. 16 *h*).

Die angeführten Modifikationen kommen sowohl für sich, als auch mannigfach unter einander kombinirt an den einzelnen Stärkekörnern vor und betreffen hauptsächlich nur die größeren Körner. An kleineren Körnern fand ich, dass dieselben sämmtlich in gleicher Weise korrodirt werden, nämlich durch Erweiterung feiner Kanälchen und einer centralen Höhlung, mit welcher sie in Verbindung stehen (Taf. XLII, Fig. 15 *b*, *c*; Fig. 16 *i*, *j*, *o*).

Da die Form, welche die rohen Stärkekörner während ihres Aufenthaltes im Plasmaleibe der Pelomyxa mit der Zeit annehmen, mit derjenigen der durch diastatische Enzyme angegriffenen Körner Punkt für Punkt übereinstimmt, so muss geschlossen werden, dass die Stärke im Leibe der Pelomyxa verdaut wird und dass hierbei ein ähnliches, vom Organismus producirtes Enzym thätig ist. Es könnte aber eingeworfen werden, dass hier Bakterien im Spiele gewesen sind, die ja bekanntlich im Protoplasma und auch in den Nahrungsvacuolen von Pelomyxa häufig vorkommen. In der That findet man Bakterien zuweilen in solchen Vacuolen eingeschlossen, in denen Stärkekörner während längerer Zeit aufgelöst werden, doch ist diese Erscheinung keineswegs allgemein, denn auf der anderen Seite sind typisch korrodirte Körner häufig, an oder in denen keine Spur von Bakterien entdeckt werden kann. Dasselbe gilt auch von den Vacuolen, welche sich um einzelne, in Auflösung begriffene Stärkekörner gebildet haben und welche in der Mehrzahl der Fälle bakterienfrei sind. Instruktiv war für mich noch ein zu diesem Zwecke eigens angestellter Versuch. Ich bot eine Portion Stärkekörner einem Pelomyxa-Individuum zur Aufnahme und isolirte letzteres nach einer Stunde in ein »kurzes« Glasgefäß. Ein anderes Gefäß von gleichen Dimensionen wurde mit etwas Stärke versetzt und beide Gefäße in den bekannten Wasserbehälter untergetaucht. Nach 4 Tagen (eigentlich 92 Stunden) habe ich die beiden kurzen Gefäße herausgenommen und deren Inhalt untersucht. Im ersten Falle fand

ich im Plasmaleibe der Pelomyxa die charakteristisch angegriffenen Stärkekörner wieder, während im zweiten die frei liegenden Körner mit Bakterien besetzt waren. Auf diese Weise konnten also in den obigen Versuchen Bakterien mit der Stärke zur gleichzeitigen Aufnahme gelangen und ich bin geneigt, das hin und wieder von mir beobachtete Vorkommen dieser Mikroorganismen im Inneren der Stärkevacuolen darauf zurückzuführen. Doch sind die durch Bakterien allein verursachten Veränderungen von denjenigen total verschieden, denen die Stärkekörner im Inneren des Pelomyxa-Leibes unterliegen. Somit darf man annehmen, dass die oben ausführlich besprochenen Metamorphosen der Stärkekörner sämmtlich von dem diastatischen, von der Pelomyxa abgeschiedenen Enzym herrühren, ob nun Bakterien dabei waren oder nicht.

Die einzelnen Körner der rohen Weizenstärke werden von derselben Pelomyxa in einem sehr ungleichen Tempo angegriffen. Wird z. B. ein Individuum während $^1/_2$ Stunde gefüttert und nach 24 Stunden untersucht, so findet man viele Körner intakt, andere nur schwach angegriffen, d. h. von schmalen radialen Kanälchen durchsetzt oder stellenweise seicht ausgehöhlt, die übrigen aber in verschiedener Weise stark korrodirt, resp. bis auf einen kleinen, von einer Vacuole umgebenen Rest aufgezehrt. Die Intensität der Stärkeverdauung im Plasmaleibe der Pelomyxa steigt mit der Zeit, wie der folgende Versuch lehrt. Es wurden mehrere Individuen gleichzeitig 4 Stunden lang mit Weizenstärke gefüttert. Nach $4^1/_2$ Stunden zeigte ein Exemplar die Mehrzahl der Stärkekörner unverändert und nur einen kleinen Bruchtheil derselben schwach angegriffen. Ein anderes Exemplar wurde nach 29 Stunden untersucht, wobei schon zahlreiche Korrosionen verschiedenartiger Beschaffenheit und Stärke zu Tage traten, während bei einem dritten Individuum nach 6 Tagen eine noch größere Anzahl der Stärkekörner in mannigfaltiger Weise schwach bis stark (bis auf bedeutend ausgenagte Reste) korrodirt, resp. ausgelaugt war.

Bestimmte Körner der rohen Weizenstärke können jedoch lange Zeit im Plasmaleibe der Pelomyxa verharren, ohne angegriffen zu werden. Von einigen diesbezüglichen Beobachtungen führe ich den folgenden Versuch an. Am 21. November 1894 wurde mehreren Individuen der Pelomyxa während 24 Stunden Stärke zur Aufnahme geboten. Hierauf kamen die gefütterten Thiere in den bekannten großen Glasbehälter, worin sie isolirt und mit etwas Humus bedeckt am Boden eines kurzen Glasgefäßes längere Zeit zubrachten. Am

6. April 1895 wurde ein Exemplar herausgefischt und die Untersuchung ergab, dass noch mehrere Stärkekörner völlig unversehrt geblieben sind, während die anderen mehr oder weniger stark angegriffen waren.

Im Vorhergehenden habe ich festgestellt, dass die Körner der rohen Weizenstärke im Leibe der Pelomyxa verdaut werden, und es entsteht die Frage, wie sich hierbei die Glanzkörper verhalten mögen. Darüber giebt der folgende Versuch Auskunft. Es wurde eine größere Auswahl von Pelomyxa-Individuen getroffen, deren Glanzkörper sämmtlich erschöpft waren und maximal zwei Sechstel des Kerndurchmessers an Breite maßen. Ein Theil der Exemplare kam in ein »kurzes« Glasgefäß mit Weizenstärke, der andere Theil in ein ähnliches Gefäß ohne Stärke und beide Gläschen wurden auf 24 Stunden in den »großen« Glasbehälter neben einander gestellt. Am Ende des Versuches ergab die mikroskopische Untersuchung aller Individuen folgendes Resultat. Die ohne Stärke separat gehaltenen Thiere enthielten vollkommen unveränderte Glanzkörper, während die mit Stärke gefütterten neben zahlreichen, zum Theil bereits angegriffenen Stärkekörnern schon stark vergrößerte, auf maximal fünf Sechstel des Kerndurchmessers angeschwollene und mit Inhalt erfüllte Glanzkörper führten.

Aus dem angeführten Versuchsresultate ergiebt sich der zwingende Schluss, dass in Folge des Fütterns mit Stärke die gänzlich erschöpften Glanzkörper mit neuem Inhalt sich füllen, während Hand in Hand damit eine Vergrößerung der Hüllmembranen stattfindet. Zahlreiche andere, verschiedenartig modificirte Versuche (vgl. Taf. XLII, Figg. 19 und 21) hatten ausnahmslos denselben Ausgang. Es mag gleich hier die Bemerkung Platz finden, dass der durch Stärkefütterung erzielte Inhalt der Glanzkörper von demjenigen des frischen Standortmaterials nicht verschieden ist, wie die mikrochemische Prüfung ergab.

Es mögen noch der Einzelheiten halber die Ergebnisse einiger hierher gehöriger Versuche mitgetheilt werden. Bei solchen Pelomyxa-Individuen, deren Glanzkörper erschöpft und im Maximum auf $1\frac{1}{2}$ Sechstel des Kerndurchmessers reducirt waren, fand ich, dass nach 24stündiger Fütterung diese Körper in der Regel bis auf maximal 3 Sechstel der Kernbreite sich vergrößert hatten. Bei anderen in gleicher Weise und eben so lang gefütterten Exemplaren war das anfängliche Volum der Glanzkörper von 2 Sechsteln auf 5 Sechstel des Kerndurchmessers gestiegen. Auch die bereits mit Inhalt

gefüllten, mittelgroßen Glanzkörper pflegen nach der Fütterung mit Stärkemehl sich zu vergrößern, wie aus den folgenden Versuchen erhellen wird. Drei Pelomyxa-Individuen mit inhaltsreichen, die Kerne an Größe erreichenden Glanzkörpern wurden 24 Stunden lang mit Stärke gefüttert. Nach Ablauf dieser Zeit ergab die Untersuchung, dass in zwei Individuen die maximale Größe der Glanzkörper auf 8 Sechstel, in dem dritten auf 9 Sechstel des Kerndurchmessers gestiegen ist. Bei einem ähnlichen Versuche kamen zwei Individuen zur Verwendung, beide mit inhaltsreichen, mittelgroßen Glanzkörpern. Nach 24stündigem Füttern mit Stärke fand ich, dass die maximale Breite der Glanzkörper in einem Falle von 7, im anderen von 10 Sechsteln auf 15 Sechstel des Kerndurchmessers gestiegen war.

Im Folgenden führe ich noch einige Versuche an, welche zu dem Zwecke angestellt wurden, um das Verhalten der Glanzkörper bei mehrtägiger Stärkeverdauung zu studiren. Ein Individuum, welches ursprünglich nur inhaltsfreie Glanzkörper höchstens von 2 Sechsteln des Kerndurchmessers besaß und während 24 Stunden Stärke aufgenommen hatte, zeigte nach weiteren 2 $\times$ 24 Stunden die ersteren mit Inhalt erfüllt und stark angeschwollen, die größten bis 10 Sechstel des Kerndurchmessers an Breite messend. Ein anderes Individuum mit völlig erschöpften, höchstens $1^1/_2$ Sechsteln des Kerndurchmessers breiten Glanzkörpern, wurde ebenfalls 24 Stunden lang mit Stärke gefüttert, und nach 18 Tagen (von Beginn der Fütterung an gerechnet) erwies sich die Breite der größten Glanzkörper als derjenigen der Kerne entsprechend. Bei einem anderen in Betrff der Glanzkörper vollkommen gleichen Individuum haben sich die ersteren unter denselben Verhältnissen auf 7 Sechstel des Kerndurchmessers vergrößert. Ich habe auch mit solchem Materiale Experimente angestellt, welches zuvor absichtlich in Folge Nahrungsmangels zum Erschöpfen der Glanzkörper gezwungen (siehe den zweiten Theil dieser Abhandlung) und hierauf 24 Stunden lang mit Stärke gefüttert wurde. Überall fand ich am Ende der Versuche, dass die Glanzkörper unter Volumzunahme sich mit neuem Inhalt gefüllt hatten (vgl. Taf. XLII, Figg. 20 und 22).

In solchen Fällen, in denen die erschöpften Glanzkörper schließlich zu Gruppen verklebt wurden, fand ich dieselben nach 24stündiger Stärkefütterung stets noch agglutinirt, wenngleich mit Inhalt gefüllt und vergrößert. Durch besondere in Mehrzahl ausgeführte Versuche habe ich mich von der Konstanz dieser Erscheinung überzeugen können. Am Ende dieser Abhandlung sind unter Anderem auch die einen solchen Versuch betreffenden Abbildungen beigefügt (vgl. Taf. XLII,

Fig. 19). Nach einer längeren Zeit jedoch treten die Glanzkörper wieder aus ihrem Verband, so dass z. B. bereits nach 48 Stunden dieselben, sowie auch die agglutinirten Kerne meist isolirt liegen (vgl. Taf. XLII, Fig. 21).

Ich war auch bestrebt die Schnelligkeit zu ermitteln, mit welcher die Füllung der vorhin erschöpften Glanzkörper vor sich geht, wenn nämlich Stärke zur Aufnahme gelangt. Diesbezüglich fand ich, dass ein reichlich mit roher Weizenstärke gefüttertes Exemplar von Pelomyxa schon nach 3 Stunden deutliche Füllung und Vergrößerung der Glanzkörper aufwies.

Es sei noch Einiges über das Auftreten von Vacuolen um die eingeführten Stärkekörner erwähnt. Ich halte dafür, dass das Erscheinen oder Nichterscheinen deutlicher Vacuolen an der Peripherie der Stärkekörner von der in der Zeiteinheit auf Kosten der Stärkesubstanz producirten löslichen Stoffmenge abhängig ist. Denn unversehrte Körner sind im Inneren der Pelomyxa vom Protoplasma dicht umgeben. Die mechanisch angegriffenen, z. B. verschiedenartig angebrochenen Stärkekörner dagegen sind in der Regel in Vacuolen eingeschlossen, was darin seine Erklärung findet, dass durch das Bloßlegen der inneren Stärkeschichten ein intensiveres Angreifen des Enzyms ermöglicht wird. Die durch Enzymwirkung angegriffenen Stärkekörner führen entweder keine Vacuolen an ihrer Peripherie oder sind von einer deutlichen Vacuole umgeben. Im ersteren Falle halte ich dafür, dass in der Zeiteinheit ein geringeres Quantum löslicher Stoffe zur Produktion gelangte als im zweiten Falle, und dass diese geringe Menge im Momente ihrer Entstehung vom umgebenden Protoplasma resorbirt wurde, so dass zu einer Vacuolenbildung kein Anlass vorhanden war. Die Löslichkeit der Stärke kann gesteigert werden, wenn man die Stärkekörner (in unserem Falle Weizenstärke) durch Hitze aufquellen lässt oder indem man Stärkekleister daraus bereitet.

Wird solche aufgequollene oder in Kleister verwandelte Stärke, nachdem letztere vorher getrocknet und zu Pulver verrieben wurde, einem Pelomyxa-Individuum während 24 Stunden zur Aufnahme geboten, so findet man in dem Plasmakörper am Ende der 24. Stunde eine Menge gequollener Stärkekörner oder Kleisterfragmente, welche sämmtlich in je eine deutliche Vacuole eingeschlossen sind. Bei fortgesetzter Beobachtung zeigt sich dann, dass die genannten Körper an Volum abnehmen, indem Hand in Hand damit auch die Vacuolen an Umfang verlieren. Schließlich finden sich in dem

Plasmakörper nur noch kleine, von dicht anliegenden Vacuolen umgrenzte oder dem Plasma direkt eingebettete Stärkeüberreste, welche zuletzt von Jod nicht mehr gefärbt werden. Hier muss ich noch bemerken, dass die rohen Körner der Weizenstärke, selbst wenn sie durch die Thätigkeit des Enzyms im Leibe der Pelomyxa bis auf undeutliche Reste verdaut wurden, am Ende dennoch die für die Weizenstärke charakteristische Jodreaktion geben. Hierin zeigt sich eine Übereinstimmung mit den Beobachtungen von Baranetzki über die Einwirkung der Diastase auf die rohen Weizenkörner, welche ein deutlicher Beweis dafür sind, dass sogar in den Überresten jene löslichere Stärkemodifikation vorhanden ist, von der die charakteristische Färbung der intakten Stärkekörner durch Jod abhängt.

Aus der angeführten Beobachtung, welche das Verhalten der gequollenen und gekochten Stärke im Plasmakörper der Pelomyxa betrifft, lässt sich schließen, dass die auf diese Art veränderte Stärke daselbst verdaut wird. Davon geben auch die Veränderungen, die man an den Glanzkörpern beobachtet, sichere Auskunft. Es zeigt sich, dass eben so wie nach der mit roher Weizenstärke vorgenommenen Fütterung auch nach der Einführung der gequollenen oder gekochten Stärke die vorhin erschöpften Glanzkörper unter Volumzunahme mit Inhalt erfüllt werden, und dass auch die inhaltsreichen Glanzkörper noch an Umfang zunehmen können. Der Einzelheiten wegen führe ich im Folgenden drei solche Versuche an.

1) Drei Individuen mit erschöpften Glanzkörpern, deren Breite höchstens $2^1/_2$ Sechstel des Kerndurchmessers maß, wurden 24 Stunden lang mit gekochter Weizenstärke gefüttert. Am Ende der 24. Stunde fand ich, dass die Glanzkörper nunmehr mit Inhalt erfüllt waren und im Maximum $6^1/_2$ Sechstel des Kerndurchmessers an Breite erreichten.

2) Ein Individuum, welches vor dem Versuche mit aufgequollener Stärke gefüttert wurde, zeigt nach vollständiger Verdauung der letzteren die Glanzkörper mit Inhalt gefüllt, und was die Breite betrifft, höchstens derjenigen der Kerne gleichkommend. Von Neuem mit gequollener Weizenstärke während 24 Stunden gefüttert, vergrößert die Pelomyxa ihre Glanzkörper auf 10 Sechstel des Kerndurchmessers im Maximum.

3) Ein Individuum mit erschöpften, höchstens $1^1/_2$ Sechstel des Kerndurchmessers an Breite erreichenden Glanzkörpern wurde wiederum 24 Stunden lang mit gekochter Weizenstärke gefüttert. Am Ende der Fütterung erschienen die Glanzkörper mit Inhalt erfüllt und

deren Größe entsprach im Maximum 4 Sechsteln der Kernbreite. Ein anderes Individuum von gleicher ursprünglicher Größe und Beschaffenheit der Glanzkörper zeigte die letzteren nach 24stündiger Aufnahme von ungekochter Weizenstärke auf bloß 3 Sechstel des Kerndurchmessers vergrößert.

Den letztgenannten zwei Versuchen lässt sich entnehmen, dass die aufgequollene oder gekochte Weizenstärke im Plasmaleibe unserer Pelomyxa intensiver verdaut wird als die rohe.

Es war mir auch von Interesse zu untersuchen, wie sich die durch Gefrieren der Stärkelösung dargestellte Stärke hinsichtlich der Verdauung im Leibe der Pelomyxa verhalten würde. Zu dem Zwecke ließ ich die Stärke mit einem Überschuss von Wasser kochen, filtrirte die Lösung und setzte das Filtrat der Kältewirkung aus. Hierbei fielen mehr oder weniger zarte faserige Klumpen aus, welche den zu untersuchenden Pelomyxen zur Aufnahme verabreicht wurden. Um die Stärkefasern im Leibe der Pelomyxa besser zu erkennen, wurde die Stärkelösung vor dem Gefrieren mit etwas Lackmus-, Curcuma- oder Kongoroth-Farbstoff versetzt, so dass die beim Gefrieren sich niederschlagenden Klumpen violett (Lackmus), citronengelb (Curcuma) oder roth (Kongoroth) erschienen. Die Fütterung dauerte wieder 24 Stunden lang, nach welcher Zeit die Durchmusterung der gefütterten Thiere vorgenommen wurde, um später noch von Zeit zu Zeit wiederholt zu werden. Ich fand die Stäbchen entweder ohne Vacuolen oder von deutlichen Vacuolen umgeben, welch' letztere dann gewöhnlich der Gestalt der Stärkepartikel entsprechend ebenfalls langgezogene Formen besaßen. Ferner ergab die Beobachtung, dass die Fäden nach längerem Verbleib im Plasmaleibe sich verkleinern, abrunden oder verschmälern, wobei ihre Ränder nach und nach immer undeutlichere und verschwommenere Kontouren annehmen, bis schließlich nur noch minimale Überreste im Inneren der Pelomyxa sich nachweisen lassen.

Die Verdauung der auf solche Art veränderten Stärke in unseren Versuchen ergiebt sich übrigens auch aus der Beobachtung der Glanzkörper, welche, falls ursprünglich erschöpft, sich unter Vergrößerung ihres Umfanges mit neuem Inhalt füllten. Von den diesbezüglich gemachten Versuchen führe ich den folgenden an. Drei Individuen mit erschöpften und höchstens 2 Sechstel des Kerndurchmessers breiten Glanzkörpern wurden 24 Stunden lang mit gefrorener (mit Kongoroth gefärbter) Stärke gefüttert. Nach beendeter Aufnahme erschienen die

Glanzkörper mit Inhalt erfüllt und erreichten im Maximum 4 Sechstel der Kernbreite.

Bei den die Verdauung der Weizenstärke im Leibe der Pelomyxa betreffenden Untersuchungen war es nebenbei auch erwünscht zu erfahren, welche Reaktion bei diesem Processe zu herrschen pflegt, ob neutrale, sauere oder alkalische. Zu diesem Zwecke eignete sich die schon vorhin genannte Anwendung von passenden Indikatoren, wie Lackmus, Curcuma, Kongoroth. Mit diesen Farbstoffen wurde Weizenstärke gefärbt und diese dann dem zu untersuchenden Thiere zur Aufnahme geboten. Von Zeit zu Zeit habe ich dann zugesehen, ob und in wie weit sich die Reaktion verändert hatte. In einem Falle wurde der Versuch vom 13. November 1894 bis zum 6. April 1895 fortgesetzt, während welcher Zeit die betreffenden Versuchsthiere dreimal frische Nahrung erhielten. Rohe Weizenstärke lässt sich zuweilen mit Kongoroth färben und da fand ich, dass einige der eingeführten gefärbten Stärkekörner in rothen Vacuolen eingeschlossen waren, obzwar schon deutliche Spuren der Enzymwirkung an den ersteren sich konstatiren ließen. Sehr gut lässt sich die gequollene oder gekochte Stärke mit Kongoroth färben. Ich ermittelte, dass die in den Plasmakörper von Pelomyxa eingeführten gequollenen Stärkekörner oder Partikel gekochter Weizenstärke zuerst in rothe Vacuolen eingeschlossen werden, welch' letztere dann später eine violette Färbung annehmen. Eben so findet man die schließlich zurückbleibenden Stärkeüberreste, einerlei ob sie dem gequollenen oder gekochten Materiale entstammen, rothviolett gefärbt.

Aufgequollene oder gekochte Stärke lässt sich auf die Dauer ziemlich gut mit Lackmus färben (ich wandte den durch Dialyse gereinigten Farbstoff an), wenn man sie nach der Färbung austrocknen lässt. Auch die durch Gefrieren einer Stärkelösung dargestellte Stärke lässt sich mit Lackmus färben, wie bereits oben angeführt wurde. Ich untersuchte das Verhalten der mit Lackmus gefärbten gequollenen und »gefrorenen« Stärke im Plasmaleibe der Pelomyxa und beobachtete, dass in beiderlei Fällen die Stärkepartikel zuerst von violetten, dann rothen Vacuolen umgeben waren, und dass auch die zuerst violett gefärbten Partikel schließlich (deren Überreste) rothe Farbe angenommen haben. Es kam noch die mit Curcuma gefärbte, gefrorene Stärke zur Verwendung, wobei sich herausstellte, dass die betreffenden Partikel dauernd gelb gefärbt blieben.

Auf Grund der hier angeführten Beobachtungen schließe ich,

dass bei der Stärkeverdauung im Plasmaleibe der Pelomyxa die Reaktion zuerst neutral, dann sauer ist.

Außer Weizenstärke habe ich noch andere Stärkesorten und zwar: Kartoffel-, Palmen- und Reis-Stärke zu Versuchen über die Verdauung im Protoplasma der Pelomyxa herangezogen. Die erstgenannten zwei Sorten gehören zu den excentrisch geschichteten Stärkearten, von denen (besonders von der Kartoffelstärke) bekannt ist, dass sie lange der Diastasewirkung widerstehen und selbst nach langer Behandlung mit einem passenden Enzym keine so charakteristischen Corrosionsformen annehmen, wie die koncentrisch gebauten Körner. In der That, als ich Pelomyxen die beiden Stärkearten während 24 Stunden aufnehmen ließ, konnte ich an den Stärkekörnern selbst nach mehrtägigem ja in einem Falle sogar mehrmonatlichem Verbleib (letzteres gilt von der Kartoffelstärke) keine sicheren Spuren von Corrosionen und dergleichen nachweisen, woraus auf eine Verdauung geschlossen werden könnte. Auch die Reisstärke ist den Enzymen gegenüber ziemlich widerstandsfähig. Doch fand ich, dass die betreffenden Körner nach längerem Aufenthalt im Plasmaleibe der Pelomyxa in charakteristischer Weise angegriffen werden, nämlich so, dass radial orientirte Kanälchen und centrale mit diesen in Verbindung stehende Hohlräume entstehen, also just dieselben Veränderungen, die man an Reisstärke künstlich durch Behandlung mit einer wirksamen Diastaselösung erzielen kann.

Dass alle drei oben angeführten Stärkesorten im Leibe der Pelomyxa dennoch verdaut werden, selbst wenn anscheinend keine Veränderungen sich an den Körnern wahrnehmen lassen, darüber giebt die Beobachtung der Glanzkörper unzweideutige Auskunft. Es mag dies unter Anderem an dem folgenden Versuche veranschaulicht werden. Ich habe eine Auswahl von zehn Pelomyxa-Individuen getroffen, welche insgesammt erschöpfte und höchstens 2 Sechstel des Kerndurchmessers an Breite messende Glanzkörper enthielten. Zwei Exemplare wurden 24 Stunden lang mit Kartoffelstärke, zwei mit Palmenstärke und fünf mit Reisstärke (und zwar im rohen und aufgequollenen Zustande) gefüttert, während das zehnte Individuum zum Zwecke der Kontrolle ohne Stärke aber unter sonst gleichen Versuchsbedingungen gehalten wurde. Nach beendigter Fütterung waren die Glanzkörper bei Gegenwart von Stärke sämmtlich mit Inhalt erfüllt und vergrößert, bei Abwesenheit von Stärke (im Kontrollexemplare) unverändert. Die Dimensionen der ersteren waren folgende: bei

Gegenwart von Kartoffelstärke höchstens 3, bei Anwesenheit der Palmenstärke 4, bei Vorhandensein der Reisstärke höchstens 5 Sechstel des Kerndurchmessers. Wurde nun hierauf das Kontrollexemplar mit Reisstärke während 24 Stunden gefüttert, so füllten sich die Glanzkörper mit neuem Inhalt und der Durchmesser stieg höchstens auf 5 Sechstel des Kerndurchmessers.

Die Stärkekörner der Kartoffel sind im Leibe der Pelomyxa größtentheils dem Protoplasma direkt eingebettet. Ich zerrieb einmal Kartoffelstärke auf dem Objektträger und fütterte damit 24 Stunden lang 2 Pelomyxa-Individuen. Nach vollzogener Aufnahme fand ich, dass die unversehrten Körner keine Vacuolen an ihrer Peripherie besaßen, während die durch Zerreiben beschädigten größtentheils in deutliche Vacuolen eingeschlossen waren. Die Erklärung liegt auf der Hand, denn durch die Entblößung der inneren Schichten wurde offenbar das Angreifen des Enzyms erleichtert, so dass mehr Lösungsprodukte in der Zeiteinheit entstanden sind, als bei den intakten Körnern.

Zum Überfluss habe ich noch die durch Jod sich roth färbende Modifikation der Kartoffelstärke [1] zu Verdauungsversuchen an Pelomyxa verwandt. Ich erhielt diese Modifikation durch 2stündiges Kochen der rohen Stärke in 2⁰/₀iger Schwefelsäure, Absetzenlassen, Filtriren und sorgfältiges Auswaschen der Stärkeüberreste mit Wasser. Mit den letzteren wurden 24 Stunden lang vier Pelomyxa-Individuen gefüttert, welche vorher erschöpfte, höchstens 2 Sechstel des Kerndurchmessers breite Glanzkörper enthielten. Am Ende der Fütterung ergab die Beobachtung, dass der Plasmaleib mit Stärkeüberresten angefüllt war, welche meist ohne Vacuolen im Protoplasma eingebettet lagen. Die Glanzkörper aber haben sich inzwischen mit Inhalt gefüllt und ihre Größe war auf 5 Sechstel des Kerndurchmessers gestiegen. Nach 6 weiteren Tagen wurden drei von den genannten Individuen nochmals untersucht. Die Zahl der mit Jod sich roth färbenden Überreste hatte während dieser Zeit abgenommen, die Glanzkörper jedoch hatten sich in ihrem Aussehen und Umfang nicht verändert. Aus dem Versuchserfolg ergiebt sich der zwingende Schluss, dass auch die mit Jodlösungen roth färbbare Stärkesubstanz (hier aus Kartoffelstärke dargestellt) im Plasmaleibe der Pelomyxa verdaut wird.

---

[1] Die sog. Stärkereste oder Stärkeskelette, die nach A. MEYER hauptsächlich aus α-Amylose bestehen. Vgl. A. MEYER, Untersuchungen über die Stärkekörner. Jena 1895. p. 2—14.

Nach der Erledigung der Stärkeverdauung, trat ich an die Frage heran, in wie weit das nahe verwandte Kohlenhydrat, nämlich Cellulose, im Leibe der Pelomyxa verdaut werden könnte. Bei meinen Zimmerkulturen des genannten Organismus fiel mir auf, dass in dem großen, für Dauerkultur bestimmten Gefäße die darin befindlichen Pelomyxen mit Vorliebe auf dem sich zersetzenden Filtrirpapier oder Baumwolle sich aufhielten. Letztere Stoffe wurden absichtlich in das Gefäß hineingebracht, da es mir darauf ankam die natürlichen Verhältnisse der Pfützen des Standorts am Ladví nächst Prag, in denen cellulosehaltige Pflanzenreste in Menge der Verwesung anheimfallen, womöglich treu nachzuahmen. Die auf Papier oder Baumwolle sich ansammelnden Pelomyxen enthielten, wie die mikroskopische Untersuchung ergab, eine Unmasse von Cellulosefasern, so dass andere Nahrungskörper dagegen fast in den Hintergrund traten. Hierbei erwiesen sich die Glanzkörper stets mit Inhalt erfüllt und gewöhnlich von sehr großen Dimensionen. Sofort stieg in mir der Gedanke auf, dass diese konstanten Verhältnisse der Glanzkörper in einem causalen Verhältnis mit der Verdauung der Cellulosefasern im Leibe der Pelomyxa stehen dürften und desshalb trat ich unverzüglich an die entscheidenden Versuche heran. Ich ließ Cellulosefasern aus chemisch reiner Baumwolle, aus Filtrirpapier oder aus Holzcellulose von Pelomyxen aufnehmen. Nach längerer Zeit erschien der Plasmaleib mit diesen Fasern vollgestopft, doch von irgend welchen Veränderungen war an diesen selbst nach längerem Aufenthalt im Protoplasma keine Spur zu entdecken. Werden die Fasern vor der Aufnahme mit Kongoroth gefärbt, so lässt sich konstatiren, dass einzelne Cellulosefasern in rothen Vacuolen eingeschlossen sind, was deutlich dafür spricht, dass die Fasern im Plasmaleibe der Pelomyxa gelöst werden. Dass die Lösungsprodukte aber thatsächlich auch assimilirt werden, darüber sollen die folgenden Versuche Auskunft geben.

1) Ein Pelomyxa-Individuum mit vollständig erschöpften, höchstens 2 Sechstel des Kerndurchmessers an Breite erreichenden Glanzkörpern wurde 8 Tage lang in einem kleinen, »langen« Glasgefäße mit Cellulosefasern aus Baumwolle und Filtrirpapier gefüttert. Nach dieser Zeit enthielt der Plasmakörper eine Unmasse von Cellulosefasern, während die Glanzkörper mit Inhalt gefüllt und auf 5 Sechstel des Kerndurchmessers im Maximum gewachsen waren.

2) Ein Pelomyxa-Individuum, nahrungsfrei und mit gänzlich erschöpften Glanzkörpern von 2 Sechsteln des Kerndurchmessers, wurde

4 Tage lang in einem kleinen, »langen« Glasgefäße mit Cellulosefasern von chemisch reiner Baumwolle gefüttert. Die Untersuchung ergab hierauf, dass der Körper so zu sagen mit Cellulosefasern vollgestopft erschien, während die Glanzkörper mit Inhalt erfüllt waren und höchstens 5 Sechstel des Kerndurchmessers an Breite maßen.

3) Zwei Individuen, fast ohne Nahrungsreste und mit gänzlich erschöpften Glanzkörpern von höchstens 2 Sechsteln des Kerndurchmessers, wurden in dem kleinen, »langen« Gläschen mit Cellulosefasern aus chemisch reiner Baumwolle binnen 24 Stunden gefüttert. Die Untersuchung ergab hierauf, dass das Innere des Plasmaleibes von Cellulosefasern durchsetzt war und dass die Glanzkörper nunmehr Inhalt führten und im Maximum 3 Sechsteln des Kerndurchmessers an Breite entsprachen.

4) Drei Pelomyxa-Individuen mit erschöpften, maximal 2 Sechstel des Kerndurchmessers breiten Glanzkörpern wurden 24 Stunden lang mit Cellulosefasern aus Filtrirpapier gefüttert. Der Plasmaleib enthielt nach der Fütterung eine Masse von Fasern und bereits mit Inhalt erfüllte Glanzkörper, deren Breite 3 Sechsteln der Kernbreite entsprach.

5) Ein Pelomyxa-Individuum mit nicht erschöpften, höchstens 3 Sechstel des Kerndurchmessers erreichenden Glanzkörpern wurde 24 Stunden lang mit Cellulosefasern aus chemisch reiner Baumwolle gefüttert. Abweichend von anderen Versuchen habe ich hier das »lange« Isolirungsgefäß nicht unter Wasser des großen Kulturbehälters gesetzt, sondern für sich allein aufgestellt. Nach der Fütterung erschien der Plasmaleib mit Cellulosefasern und mit Glanzkörpern von doppelter Größe angefüllt.

6) Ein großes Pelomyxa-Individuum mit erschöpften, im Maximum 2 Sechstel des Kerndurchmessers an Breite erreichenden Glanzkörpern wurde halbirt. Die eine Hälfte ließ ich während 24 Stunden Cellulosefasern aus chemisch reiner Baumwolle aufnehmen, die andere blieb unter denselben Bedingungen der Kultur, jedoch ohne Nahrung. (Es kamen wieder zwei Isolirungsgläschen zur Verwendung, welche in dem bekannten großen Kulturgefäße neben einander stehend untergetaucht wurden.) Die gefütterte Hälfte zeigte eine Menge von Cellulosefasern in ihrem Plasmaleibe und die Glanzkörper mit Inhalt erfüllt, 3 Sechstel des Kerndurchmessers an Breite messend. Die andere, nicht gefütterte Hälfte ließ keine Veränderung an den Glanzkörpern wahrnehmen.

7) Zwei Individuen, das eine mit erschöpften, höchstens 2 Sechstel des Kerndurchmessers breiten Glanzkörpern, das andere mit nur par-

tiell erschöpften, im Maximum 3 Sechsteln der Kernbreite entsprechenden Glanzkörpern, wurden halbirt. Je eine Hälfte der beiden Individuen bekam während 24 Stunden Cellulosefasern zur Aufnahme, die anderen zwei Hälften blieben ohne Nahrung. Zur Isolirung dienten zwei »lange« Gläschen, von denen vorher eins mit Cellulosefasern beschickt wurde. Beide Gläschen mit je zwei Pelomyxa-Hälften wurden in dem großen Kulturgefäß untergetaucht und neben einander aufgestellt, um die Versuchsbedingungen womöglich gleich zu halten. Nach 24 Stunden (von dem Beginn der Aufnahme ab gerechnet) enthielten die gefütterten Hälften eine Masse von Cellulosefasern in ihrem Plasmaleibe, daneben aber mit Inhalt erfüllte, bereits vergrößerte Glanzkörper. Bei der Hälfte des ersten Individuums waren letztere 3 Sechstel, bei der des zweiten 5 Sechstel des Kerndurchmessers breit. Die nicht gefütterten Hälften dagegen besaßen vollkommen unveränderte Glanzkörper. Ich ließ hierauf von den beiden Kontrollhälften Cellulosefasern derselben Provenienz wie früher aufnehmen. Nach 27stündiger Fütterung enthielten die Plasmaleiber eine Menge von Fasern und bei beiden erschienen mit Inhalt erfüllte, deutlich vergrößerte Glanzkörper. Diejenigen der ersten Pelomyxahälfte hatten im Maximum 3, diejenigen der zweiten 5 Sechstel des Kerndurchmessers.

8) Zwei Individuen mit erschöpften, höchstens 2 Sechstel der Kernbreite erreichenden Glanzkörpern wurden 24 Stunden lang mit Fasern von Holzcellulose gefüttert. Die letzteren wurden reichlich aufgenommen, wie die Untersuchung am Ende der 24. Stunde ergab, zugleich aber erschienen die Glanzkörper mit neuem Inhalt erfüllt, 3 Sechstel der Kernbreite erreichend. Die Fütterung mit Holzcellulose habe ich sodann 7 Tage lang fortgesetzt. Nach dieser Zeit fand ich, dass die Breite der Glanzkörper bedeutend zugenommen hat, indem sie im Maximum 12 Sechstel des Kerndurchmessers erreichte.

Aus den angeführten Versuchen muss geschlossen werden, dass in Folge der Cellulosefütterung die Glanzkörper mit Inhalt sich füllen und an Umfang zunehmen, dass somit Cellulose im Plasmaleibe der Pelomyxa der Verdauung anheimfällt.

Ich war auch bestrebt verschiedene im Wasser lösliche Kohlenhydrate, insbesondere Zuckerarten und Glykogen, in das Innere der Pelomyxa einzuführen, um die Assimilationsfähigkeit dieser Stoffe zu untersuchen. Zu diesem Zwecke habe ich eine Reihe von Versuchen angestellt, welche sämmtlich dahinausliefen, die mechanische Auf-

nahme der so überaus löslichen Körper auf irgend welche Weise durch Kunstgriffe dennoch zu veranlassen. Ich nahm pulverisirte, mit Zuckerlösungen und dergleichen getränkte Thierkohle, schloss die löslichen Partikel in Kollodiumhaut ein etc. Die betreffenden Versuche waren aber von unsicheren Resultaten begleitet, so dass ich von dem weiteren Vervollkommnen der Methoden Abstand genommen habe. Ich fiel sodann auf die Idee, die mit einem indifferenten Stoffe chemisch gebundenen Zuckerarten, wie es bei den Glykosiden häufig der Fall zu sein pflegt, zur Aufnahme zu verwenden. Ich nahm meine Zuflucht zum Coniferin, von dem sich ja voraussetzen ließ, dass die eine Komponente, nämlich der Coniferylalkohol für den Organismus der Pelomyxa unschädlich sein dürfte. Die Wahl fiel auch desshalb auf Coniferin, weil dieses im Vergleiche mit anderen zu ähnlichen Experimenten ebenfalls tauglichen Glykosiden relativ schwerer löslich ist.

Die Fütterung geschah in den »schmalen« Isolirungsgläschen. Letztere wurden mit dem Schlammwasser (des großen Kulturgefäßes) gefüllt, hierauf die Versuchsthiere eingeführt und Coniferinkrystalle eingeschüttet. Um die Lösung des Coniferins womöglich hintanzuhalten, fügte ich obendrein noch eine Schicht von indifferentem Humus oder von Thierkohlenpulver hinzu. Schließlich stellte ich das kleine Gefäß auf eine bestimmte Zeit unter den Wasserspiegel des großen Kulturgefäßes. Von den so angestellten Versuchen führe ich die folgenden an (vgl. auch Taf. XLII, Figg. 23 u. 24).

1) Drei Individuen mit erschöpften, höchstens 2, in einem Fall $2^1/_2$, Sechstel des Kerndurchmessers an Breite erreichenden Glanzkörpern blieben 24 Stunden lang mit Coniferinkryställchen in Berührung. Nach dieser Zeit ergab die Untersuchung, dass bei den ersten zwei Individuen keine Aufnahme stattgefunden, wohl aber bei dem dritten, dessen Protoplasma zahlreiche Coniferinkrystalle, theils ohne deutliche Vacuolen, theils in solche eingeschlossen, führte. Zugleich wurde konstatirt, dass die Glanzkörper nunmehr mit Inhalt angefüllt waren und im Maximum 3 Sechstel des Kerndurchmessers an Breite erreichten. Isolirt und im großen Gefäße weitere zwei Tage ohne Nahrung sich selbst überlassen zeigte dasselbe Individuum noch zahlreiche Coniferinkrystalle in seinem Inneren, letztere sämmtlich von Vacuolen umgeben mit deutlichen Spuren der Auflösung, daneben aber auch viele Vacuolen mit nur noch flüssigem Inhalt, in denen offenbar die Krystalle sich total gelöst hatten. Zu dieser Zeit waren die Glanzkörper noch mehr vergrößert, indem die größten 5 Sechstel des

Kerndurchmessers erreichten. Nach weiteren 9 Tagen war keine Spur von Coniferinkryställchen im Plasmaleibe mehr nachzuweisen und auch die Glanzkörper waren bereits kleiner, nämlich höchstens 4 Sechstel des Kerndurchmessers breit.

2) Zwei Individuen mit völlig erschöpften, im Maximum 2 Sechstel des Kerndurchmessers erreichenden Glanzkörpern wurden 24 Stunden lang mit Coniferinkryställchen in Berührung gelassen. Hierauf untersucht erscheinen sie mit letzteren (ohne deutliche Vacuolen) fast vollgepfropft und führen jetzt mit Inhalt erfüllte, im Maximum 4 Sechstel des Kerndurchmessers erreichende Glanzkörper. Die beiden Individuen werden hierauf isolirt, und weitere zwei Tage ohne Nahrung sich selbst überlassen. Am Ende des zweiten Tages erreichen die Glanzkörper im Maximum 5 Sechstel des Kerndurchmessers; Kryställchen sind noch vorhanden und sämmtlich in Vacuolen eingeschlossen. Bei einem Individuum hat die Zahl der Kryställchen in größerem Maße abgenommen, als bei dem anderen.

3) Ein großes Pelomyxa-Individuum mit erschöpften Glanzkörpern von $2^1/_2$ Sechsteln des Kerndurchmessers wurde in zwei Hälften zerschnitten. Die eine Hälfte kam in ein Gläschen mit Coniferin und etwas Humus, die andere in ein gleiches Gefäß ohne Coniferin, aber mit demselben Quantum Humus. Beide Gläschen wurden in dem bekannten großen Wasserbehälter untergetaucht. Nach 24 Stunden wurde die Aufnahme von Coniferin unterbrochen, indem der coniferinhaltige Humus gegen reinen ausgetauscht wurde. Nach Verlauf von weiteren 2 Tagen ergab die Untersuchung Folgendes. Die erste Hälfte enthält nur unbedeutende Nahrungsreste, dafür aber von Vacuolen umgebene Coniferinkrystalle, ferner mit Lösungsprodukten erfüllte, sonst aber leere oder mit körnigen Anhäufungen versehene Vacuolen, und schließlich mit Inhalt erfüllte, im Maximum 5 Sechstel des Kerndurchmessers erreichende Glanzkörper. Die andere Hälfte hat sich inzwischen in zwei selbständige Tochterindividuen getheilt. Beide sind fast nahrungsfrei, enthalten nur wenig Humus in ihrem Leibe und führen, was die Beschaffenheit und Größe betrifft, vollkommen unveränderte Glanzkörper.

4) Ein großes Individuum, fast nahrungsfrei und mit erschöpften, im Maximum den Kernen an Breite gleichenden Glanzkörpern wurde in vier Stücke getheilt. Zwei kamen in ein »schmales« Gläschen mit Coniferinkryställchen und Thierkohlenpulver, die beiden anderen in ein ähnliches Gläschen mit Thierkohle allein. Beide Gläschen wurden auf 24 Stunden in das »große« Kulturgefäß neben einander

eingetaucht. Hierauf untersucht, zeigen die beiden erstgenannten Theilstücke in ihrem Inneren nebst wenigen Thierkohlenpartikeln überaus zahlreiche Coniferinkryställchen, letztere sämmtlich in Vacuolen eingebettet, daneben jedoch mit Inhalt erfüllte, vergrößerte Glanzkörper von höchstens 8 Sechsteln des Kerndurchmessers. Die beiden anderen Theilstücke haben sich während des Versuches zu einem Körper vereinigt, führten ein wenig Thierkohle, aber gänzlich unveränderte Glanzkörper in ihrem Plasmaleibe.

5) Ein großes Individuum mit unbedeutenden Nahrungsresten und nicht erschöpften, höchstens 2 Sechstel des Kerndurchmessers erreichenden Glanzkörpern wurde halbirt. Die eine Hälfte kam in ein »schmales« Gläschen mit Coniferin und Humus, die andere in ein »langes« Gläschen mit Humus allein. Beide Gläschen wurden hierauf in den »großen« Behälter eingeführt und daselbst 24 Stunden lang in submerser Stellung neben einander gehalten. Nach dieser Zeit ergab die Untersuchung, dass der Plasmaleib der ersten Hälfte von zahlreichen Coniferinkryställchen (bis dahin ohne Vacuolen) durchsetzt war, und dass die Glanzkörper an Umfang zugenommen haben, indem die größten 4 Sechsteln des Kerndurchmessers entsprachen. Die andere Hälfte dagegen enthielt neben ein wenig Humus und der diesem entnommenen minimalen Nahrung Glanzkörper von maximal fast 3 Sechsteln des Kerndurchmessers, also nicht so stark vergrößert, als im ersten Falle. Hierauf wurden beide Hälften ohne Nahrung jede für sich in je einem langen Gläschen isolirt und letztere wieder in das große Kulturbecken eingetaucht. Nach weiteren 2 Tagen fand abermals die Durchmusterung statt, welche folgende Resultate ergab. Die erste Hälfte führt noch zahlreiche, sämmtlich von Vacuolen umgrenzte Coniferinkryställchen und noch mehr vergrößerte, im Maximum 5 Sechstel des Kerndurchmessers erreichende Glanzkörper, die andere dagegen hat letztere vollkommen unverändert und besitzt außerdem noch etliche Humustheilchen nebst einigen Baumwollfasern.

6) Ein anderes Individuum von beträchtlicher Größe enthält völlig erschöpfte Glanzkörper von zweierlei Dimensionen: die einen in Mehrzahl vorhandenen von höchstens $2^1/_2$, die anderen von 5 Sechsteln des Kerndurchmessers. Dieses Individuum wurde in zwei Hälften getheilt; die eine kam in ein Gefäß mit Coniferin und Humus, die andere in ein ähnliches Gefäß mit Humus allein. Die beiden Gläschen wurden wieder in der bekannten Weise in das große Kulturgefäß gestellt, wo sie 24 Stunden verharrten. Nach Verlauf dieser Zeit ergab die Untersuchung beider Fälle Folgendes. Die erste Hälfte

ist mit Coniferinkryställchen so zu sagen vollgepfropft, hat sämmtliche Glanzkörper mit Inhalt erfüllt und wiederum von zweierlei Größe, die kleineren, in Mehrzahl vorhandenen, von 3 Sechsteln des Kerndurchmessers, die größeren, spärlichen etwas größer als die Kerne. Die andere Hälfte enthält nebst Spuren von Nahrungsresten nur vollkommen unveränderte Glanzkörper.

Aus den angeführten Versuchsresultaten erhellt, dass die Fütterung mit Coniferin an erschöpften Glanzkörpern stets eine Füllung mit Inhalt nebst einer Vergrößerung derselben zur Folge hat, und dass auch die bereits mit Inhalt versehenen Körper bei Verabreichung von Coniferin an Umfang zunehmen können. Daraus muss der Schluss gezogen werden, dass das Coniferin im Leibe der Pelomyxa assimilirt wird, indem höchstwahrscheinlich durch die Einwirkung eines dem Emulsin ähnlichen Enzyms eine Spaltung des Coniferins herbeigeführt wird, so dass Coniferylalkohol und Glykose entsteht, welch letztere vom Protoplasma aufgenommen und in Glykogen überführt wird.

Im Schlamme der pelomyxahaltigen Pfützen finden sich häufig isolirte Holzfasern u. dgl. vor, welche durch Maceration verschiedener Pflanzentheile (Laubblätter, Coniferennadeln etc.) entstanden sind. Da die verholzten Elemente der Pflanze unter Anderem auch Coniferin enthalten sollen, so ist die Annahme wahrscheinlich, dass dieses auch unter natürlichen Verhältnissen gleichzeitig mit der Celluloseverdauung ein oder das andere Mal von der Pelomyxa verarbeitet wird.

B. Eiweißartige Stoffe und Glykogen.

Ich prüfte eine ganze Reihe von eiweißartigen Substanzen, welche ich von Pelomyxen aufnehmen ließ, um zu erfahren, in wie weit denselben ein Einfluss auf die Bildung der Glanzkörper zukommt oder nicht. Im Folgenden mögen die Versuche und deren Resultate je nach den zur Prüfung gelangten Stoffen angeführt werden.

1) Eieralbumin, durch Hitze koagulirt. Ich führte eine lange Reihe von Versuchen aus, indem ich die betreffenden Versuchsthiere mit pulverisirtem Albumin 24 Stunden lang oder noch länger fütterte. Die nach 24 Stunden oder in späteren Zeitabschnitten ausgeführte Beobachtung ergab, dass um die stets reichlich aufgenommenen Partikel Vacuolen entstehen, indem das von ihnen eingeschlossene Albumin unter Volumabnahme nach und nach aufgelöst wird, dass aber hierbei die Glanzkörper unverändert bleiben. Von den stets von dem gleichen Erfolge begleiteten Versuchen führe ich folgende an.

a. Ein Individuum mit erschöpften, höchstens 3 Sechstel des Kerndurchmessers erreichenden Glanzkörpern wurde 24 Stunden lang mit Albumin gefüttert. Hierauf untersucht, zeigt es im Plasmaleibe sehr zahlreiche Albumintheilchen eingeschlossen, doch an den Glanzkörpern lässt sich keine Veränderung wahrnehmen.

b. Ein großes Individuum mit erschöpften, im Maximum 2 Sechstel des Kerndurchmessers erreichenden Glanzkörpern wurde 48 Stunden mit Albumin gefüttert. Letzteres erscheint bei der hierauf stattgefundenen Durchmusterung in großer Menge im Plasmakörper eingeschlossen und größtentheils von Vacuolen umgeben, dagegen aber erweisen sich die Glanzkörper als vollständig unverändert. Das Individuum wird weiterhin isolirt und ohne Nahrungszufuhr 5 Tage lang sich selbst überlassen. Von Neuem angesehen, zeigt es zahlreiche, große Vacuolen, in denen noch Überreste von dem aufgenommenen Albumin sich vorfinden; an den Glanzkörpern jedoch lassen sich keine Veränderungen wahrnehmen.

c. Ein Individuum, dessen Glanzkörper erschöpft sind und höchstens 2 Sechstel des Kerndurchmessers erreichen, wird 8 Tage lang mit Albumin gefüttert. Hierauf untersucht, zeigt es zahlreiche von Vacuolen umgebene Eiweißpartikel im Plasmakörper, doch keine Spur von Veränderungen an den Glanzkörpern. Es wird sodann mit Stärke gefüttert und nach 24stündiger Aufnahme untersucht. Jetzt sind die Glanzkörper mit Inhalt gefüllt und vergrößert, indem die größten 5 Sechstel des Kerndurchmessers erreichen.

d. Zwei Individuen wurde während 24 Stunden Albumin zur Aufnahme verabreicht. Nach weiteren 24 Stunden, während welcher Zeit keine Nahrung mehr in den Plasmakörper gelangen konnte, fand die Durchmusterung statt. Im Inneren der Thiere befinden sich zwar zahlreiche Eiweißtheilchen, aber die Glanzkörper sind unverändert. Nach Verlauf von 10 Tagen und bei Mangel jeglicher Nahrungszufuhr erscheinen die früher eingeführten Albumintheilchen in Vacuolen eingeschlossen, aber die Glanzkörper sind unverändert.

2) Krystallisirtes Globulin = Pflanzenvitellin (bezogen von Dr. Grübler in Leipzig). Ein Versuch mit dieser Substanz hat dasselbe Resultat geliefert, wie die Versuche mit Eieralbumin. Er sei in dem Folgenden angeführt. Fünf Individuen, darunter zwei große und drei kleine, mit erschöpften, höchstens 2, resp. 3 Sechstel des Kerndurchmessers erreichenden Glanzkörpern, wurden 24 Stunden lang mit Globulin gefüttert und hierauf untersucht. Zwei Individuen sind im Verlaufe des Versuches zu einem Exemplar verschmolzen,

alle führen zahlreiche Globulinkryställchen, doch überall blieben die Glanzkörper unverändert. Sämmtliche vier Thiere wurden hierauf isolirt und, nachdem ein wenig Humus zugesetzt wurde, erst in 4 Tagen untersucht. Hierbei zeigt sich der Plasmakörper mit Globulinkryställchen angefüllt, enthält sonst fast keine andere Nahrung mehr, während die Glanzkörper unverändert erscheinen. Nach weiteren 10 Tagen sind noch zahlreiche Kryställchen im Inneren der Pelomyxen enthalten, wie die Untersuchung von drei Exemplaren ergab, jedoch von Vacuolen umgeben und mit deutlichen Spuren der Auflösung, wie man nach den abgestumpften Kanten und ausgefressenen Flächen zu urtheilen vermag. Die Glanzkörper dagegen haben sich nicht verändert.

3) Fibrin. Der Versuch mit Fibrin ist nicht anders ausgefallen als diejenigen mit Albumin und Globulin. Im Nachstehenden sind die betreffenden Details angeführt. Vier Individuen mit erschöpften, $1^1/_2$ Sechstel des Kerndurchmessers erreichenden Glanzkörpern wurden 24 Stunden lang mit pulverisirtem Fibrin gefüttert. Hierauf untersucht, zeigen sie in ihrem Inneren zahlreiche, theils in Vacuolen eingeschlossene Fibrintheilchen, dagegen aber völlig unveränderte Glanzkörper. Nach 5 Tagen isolirter Kultur wurde abermals die Durchmusterung vorgenommen, welche (bloß an einem Individuum) Folgendes ergab. Die Fibrinpartikel ließen sich immer noch im Plasmakörper unterscheiden, aber die Glanzkörper waren überall unverändert. Dasselbe fand ich, was den letzten Punkt betrifft, an einem Individuum, welches weitere 7 Tage sich selbst überlassen wurde. Hier waren bereits die meisten Fibrinpartikel verschwunden, während die Glanzkörper keine Veränderung erfahren haben.

4) Kasein. Auch hier waren die Versuchsergebnisse nicht anders, als bei den vorhin genannten Körpern. Es mag hier der folgende Versuch angeführt werden. Einige Individuen mit erschöpften, im Maximum $1^1/_2$ Sechstel des Kerndurchmessers erreichenden Glanzkörpern, wurden 24 Stunden lang mit Kasein gefüttert. Hierauf untersucht, zeigen sie im Plasmakörper zahlreiche Kaseintheilchen eingeschlossen und sämmtlich von Vacuolen umgeben, dagegen die Glanzkörper unverändert. Die Fütterung mit Kasein wird hierauf 4 Tage lang fortgesetzt. Am Ende dieses Zeitraumes finden sich neben den mit Vacuolen umgebenen Kaseintheilchen gänzlich unveränderte Glanzkörper, wie die Untersuchung von zwei Individuen ergab. Von den letzteren wurde jetzt ein Exemplar zur Stärkefütterung verwendet. Nach 24stündiger Aufnahme erschien der Plasmaleib mit Stärke

beladen, die Glanzkörper aber mit Inhalt angefüllt und von höchstens 5 Sechsteln des Kerndurchmessers. Die anderen Individuen wurden durch 7 Tage mit Kasein gefüttert. Wie die Untersuchung eines Exemplars ergab, haben inzwischen die Glanzkörper keine Veränderung erfahren, obzwar eine Anzahl Kaseinbrocken, sämmtlich in Vacuolen eingeschlossen, im Plasmakörper vorhanden war. Die Fütterung mit Kasein wurde hierauf noch auf weitere 5 Tage ausgedehnt, doch mit demselben negativen Erfolg. Trotz der Anwesenheit von Kaseintheilchen im Plasmaleibe, welche, in Vacuolen eingeschlossen, sichtlich aufgelöst wurden, hat sich an den Glanzkörpern nichts verändert.

5) Nuclein (von Dr. GRÜBLER bezogen). Die Versuche mit Nuclein waren von ähnlichen Resultaten begleitet wie im vorgehenden Falle. Ein Beispiel mag dies illustriren. Drei Individuen mit erschöpften, höchstens 2 Sechstel der Kernbreite messenden Glanzkörpern wurden durch 24 Stunden mit Nuclein gefüttert. Nach vollzogener Aufnahme erscheint der Plasmaleib mit Theilchen und größeren Krumen des Nucleins angestopft, doch an den Glanzkörpern lässt sich keine Veränderung wahrnehmen. Die Fütterung mit Nuclein wird sodann auf weitere 8 Tage ausgedehnt und nach Verlauf dieser Zeit ergiebt die Beobachtung eines Individuums Folgendes. Der Plasmaleib führt eine Unmasse von Nuclein, darunter größere Partikel zum Theil von Vacuolen umgeben, dagegen aber völlig unveränderte Glanzkörper.

6) Gelatine. Diese wurde im heißen Wasser aufgelöst und mit Gerbsäure ausgefällt. Mit den so erhaltenen Partikeln kamen drei Pelomyxa-Individuen in Berührung. Zwei größere Exemplare besaßen mit Inhalt erfüllte, im Maximum 3 Sechstel des Kerndurchmessers erreichende Glanzkörper, das dritte (kleinere) war in so fern verschieden, als es etwas größere, im Maximum 4 Sechstel des Kerndurchmessers erreichende Glanzkörper führte. Nach 24stündiger Fütterung ergab die Untersuchung, dass alle drei Individuen eine Anzahl von Gelatinepartikeln, fast sämmtlich im Protoplasma eingebettet, enthielten, während die Glanzkörper unverändertes Aussehen und dieselbe Größe zeigten wie früher. Es wurden hierauf die betreffenden Versuchsthiere mit etwas Humus, jedoch ohne Zuthat von Gelatine, auf 4 Tage sich selbst überlassen. Mikroskopische Prüfung ergab folgendes Resultat. Die früher eingeführten Gelatinetheilchen sind röthlich und größtentheils in Vacuolen eingeschlossen, die Glanzkörper dagegen unverändert. Diese Beobachtung bezieht sich nur auf die zwei ersteren Individuen, denn das dritte hat so viel Humus

aufgenommen, dass die Größenverhältnisse der Glanzkörper mit Sicherheit nicht bestimmt werden konnten. Nach weiterer, durch 6 Tage fortgesetzter Kultur bei Abwesenheit von Humus und ohne Zuthat von Nahrung fand ich abermals (bei zwei Individuen) die Glanzkörper unverändert, obzwar sämmtliche Gelatinetheilchen bereits in Vacuolen eingeschlossen waren. Die Gelatine wird also sichtlich aufgelöst, wie aus dem weiteren Versuchsverlaufe noch besser erhellt. Denn nach weiteren 16 Tagen fanden sich im Inneren der Pelomyxa nur noch wenige Gelatinepartikel vor; diese waren sämmtlich in Vacuolen eingeschlossen und meist von minimalen Dimensionen. Auch bei dieser Gelegenheit ließ sich keine wesentliche Veränderung an den Glanzkörpern wahrnehmen. Diese Angaben gelten für ein einziges Individuum, welches am Ende der 16tägigen Kultur noch am Leben blieb. Der zuletzt als Zuthat angewandte nahrungsarme Humus wurde hierauf gegen einen frischen, allerlei Nährkörper enthaltenden ausgetauscht. Nach 15 Tagen erscheint das letzte Versuchsthier frei von Gelatinetheilchen, dafür aber vollgestopft mit verschiedenen Nährstoffen. Es enthält jetzt vergrößerte Glanzkörper, deren Durchmesser im Maximum demjenigen der Kerne gleichkommt. Das Thier wird zuletzt noch einmal und zwar mit Weizenstärke 24 Stunden lang gefüttert und sofort untersucht. Die Glanzkörper haben noch an Volum zugenommen, indem die größten bereits 8 Sechstel des Kerndurchmessers erreicht hatten.

Die angeführten Versuche mit Eiweißkörpern zeigen, dass nach 24stündigem oder längerem Füttern mit diesen Stoffen die im Plasmakörper der Pelomyxa enthaltenen Glanzkörper keine Veränderung erleiden. Es unterbleibt also an den letzteren speciell die sonst bei anderer Fütterungsweise beobachtete Füllung mit Inhalt, welche ja ihrerseits wieder zur Vergrößerung der Hüllmembranen Anlass giebt. Daraus ist aber keineswegs die Folgerung zu ziehen, als ob auf Kosten der gelösten Eiweißstoffe kein Glykogen im Plasmakörper der Pelomyxa entstünde, nur so viel lässt sich behaupten, dass kein Überschuss an Glykogen gebildet wird, der sonst in den Glanzkörpern sich anzusammeln pflegt.

Nachdem ich bewiesen hatte, dass koagulirtes Eiweiß nach 24stündigem oder selbst längerem Verbleib im Plasmaleibe der Pelomyxa kein Ansammeln des Glykogens in den erschöpften Glanzkörpern verursacht, machte ich den Versuch, Glykogen an koagulirtes

Albumin zu binden und dieses von den betreffenden Versuchsthieren aufnehmen zu lassen. Zu diesem Zwecke wurde im flüssigen Hühnereiweiß eine große Menge von Glykogen aufgelöst, das Eiweiß durch Hitze zum Erstarren gebracht und nach dem Austrocknenlassen pulverisirt. Ein so präparirtes Eiweißmaterial wurde zu folgenden zwei Versuchen verwendet (vgl. auch Taf. XLII, Fig. 25).

1) Ein großes Individuum mit erschöpften Glanzkörpern, deren Größe höchstens diejenige der Kerne ein wenig übertraf, wurde in zwei Hälften zerschnitten. Die eine kam in ein »schmales« Gläschen mit Glykogen-Eiweiß, die andere in ein ähnliches Gefäß mit Eiweiß allein. Beide Gefäße wurden hierauf in dem großen Kulturgefäße neben einander so aufgestellt, dass sie ganz vom Wasser bedeckt waren. Nach 24 Stunden ergab die Durchmusterung, dass die erste Hälfte (mit Glykogen-Eiweiß) zahlreiche Eiweißtheilchen in ihrem Inneren führte, nebst bedeutend vergrößerten Glanzkörpern, maximal von zweimal so großem Durchmesser, als die Kerne. Die andere Hälfte besaß ebenfalls zahlreiche Eiweißpartikel in ihrem Leibe, daneben jedoch völlig unveränderte Glanzkörper.

2) Ein Individuum mit vollen, großen Glanzkörpern wurde längere Zeit bei Nahrungsmangel gehalten, bis dessen Glanzkörper völlig erschöpft wurden, indem deren Breite im äußersten Falle diejenige der Kerne um ein Kleines überbot. Hierauf wurden aus ihm zwei Hälften hergestellt, die eine kam in ein »schmales« Gläschen mit Glykogen-Eiweiß, die andere in ein ähnliches Gefäß mit Eiweiß allein. Dieses Eiweiß entstammte demselben Materiale, aus welchem man das Glykogen-Eiweiß hergestellt hat. Beide Gefäße stellte ich neben einander unter den Wasserspiegel des bekannten »großen« Kulturgefäßes. Nach 24 Stunden fand die Durchmusterung statt, welche Folgendes ergab. Die erste Hälfte ist so zu sagen mit Eiweißkörnchen überfüllt und führt bereits mit Inhalt erfüllte, auf maximal 8 Sechstel des Kerndurchmessers angeschwollene Glanzkörper. Mit Jod behandelt färben sich die letzteren in derselben Weise, wie die mit Glykogen getränkten, in den Plasmakörper eingeführten Eiweißpartikel. Die andere Hälfte lässt ebenfalls zahlreich eingeführte Eiweißkörner in ihrem Inneren erkennen, doch in diesem Falle erweisen sich die Glanzkörper als unverändert.

Aus dem Ergebnisse der beiden angeführten Versuche muss geschlossen werden, dass das in den Plasmakörper der Pelomyxa eingeführte, an koagulirtes Eieralbumin vorher mechanisch gebundene

Glykogen daselbst assimilirt und als Inhalt im Inneren der Glanzkörper deponirt wird.

C. Fette.

Es wurde eine Reihe von Versuchen angestellt, welche den Zweck verfolgte nachzuweisen, wie sich Fette im Plasmakörper der Pelomyxa in Bezug auf die Glanzkörper verhalten würden. Die betreffenden Versuche sind äußerst schwierig, da es nicht leicht gelingt Fetttröpfchen in genügender Menge dem Plasmakörper einzuverleiben. Nachdem ich verschiedene Fette probirt hatte, beschränkte ich mich bei der Ausführung der entscheidenden Versuche fernerhin nur auf das Fett der Milch und das der Fische. Aus dem Fischöl wurde eine Emulsion im flüssigen Hühnereiweiß dargestellt, dieses zum Erstarren gebracht und nach vollständigem Austrocknen zu Pulver zerrieben, welch' letzteres den Pelomyxen zur Aufnahme geboten wurde. Die Versuche mit Milchfett habe ich folgendermaßen arrangirt. In die mit Wasser gefüllten Versuchsgläschen ließ ich, nachdem die zu untersuchenden Pelomyxen eingeführt waren, mit Hilfe einer Pipette einige Milchtröpfchen vorsichtig auf den Bodengrund fließen und fügte obendrein rasch ein wenig nahrungsarmen Humus hinzu. Damit wurde erreicht, dass die Milchtröpfchen von den Humustheilchen festgehalten wurden und mitsammt diesen leicht in den Plasmakörper eingeführt werden konnten. Von den von mir ausgeführten Versuchen seien folgende angeführt.

1) Drei Individuen mit erschöpften, im Maximum 2 Sechstel des Kerndurchmessers erreichenden Glanzkörpern wurden in einem »schmalen« Gläschen mit Milchfett 24 Stunden lang gefüttert. Hierauf untersucht, zeigen sie eine Menge von Humustheilchen und Fetttröpfchen im Plasmaleibe eingeschlossen, doch keine Veränderungen an den Glanzkörpern.

2) Von sechs Individuen mit erschöpften, höchstens 2 Sechstel des Kerndurchmessers an Breite erreichenden Glanzkörpern wurden drei in einem »schmalen«, drei in einem »langen« Gläschen mit Milchfett gefüttert. Nach 24 Stunden finden sich unzählige Humuspartikel und Fetttröpfchen im Plasmaleibe, doch an den Glanzkörpern ist keine Veränderung zu beobachten. Drei von den betreffenden Thieren wurden hierauf isolirt, d. h. vom Humus frei gehalten. Nach einiger Zeit fand ich, dass die Anfangs aufgenommenen Humustheilchen wieder zur Ausgabe gelangten, während zahlreiche Fetttröpfchen zurückgehalten wurden. Nach 10tägiger Isolation fanden sich nur

noch spärliche Fetttröpfchen im Plasmakörper vor, während die Glanzkörper nicht nur erschöpft, sondern zu Gruppen verklebt (agglutinirt) angetroffen wurden. Hierauf ließ ich dieselben Pelomyxen noch einmal Milchfett aufnehmen. Nach 24stündiger Fütterung sah ich eine große Anzahl von Humustheilchen und Fetttröpfchen im Inneren der Plasmakörper, doch von einer Veränderung der Glanzkörper war keine Spur zu bemerken. Die drei Individuen wurden sodann 4 Tage lang ohne Humuszusatz im Isolirungsgefäße gehalten, wobei ein Versuchsthier zu Grunde ging. Die beiden anderen Thiere besaßen bei Beginn des 5. Tages keine Öltröpfchen mehr und ihre Glanzkörper erschienen völlig unverändert. Bei nochmaliger Fütterung mit Milchfett fiel ein zweites Exemplar dem Tode zum Opfer, während das andere am Ende der 24. Stunde spärliche Fetttropfen neben vollständig unveränderten Glanzkörpern enthielt.

3) Drei Individuen mit erschöpften, im Maximum $2^1/_2$ Sechstel des Kerndurchmessers erreichenden Glanzkörpern wurden durch 24 Stunden mit Fischfett gefüttert. Hierauf untersucht, zeigen sie im Protoplasma eine Masse von Eiweißpartikeln mit den darin eingeschlossenen Fetttröpfchen nebst einzelnen freiliegenden Fettkügelchen. Von einer Veränderung lässt sich an den Glanzkörpern nichts wahrnehmen. Nach Verlauf von weiteren mehr als 24 Stunden trat, was den letzten Punkt betrifft, keine Veränderung ein, wohl aber erschienen viele der noch zahlreich vorhandenen Eiweißpartikel sammt dem Fetteinschluss in Vacuolen eingebettet, was auch bei einigen der frei liegenden Fetttröpfchen der Fall war. Schließlich wurde noch während weiterer 8 Tage Fischfett zur Aufnahme verabreicht. Das Resultat war dasselbe, wie früher. An den Glanzkörpern wurde nichts beobachtet, was auf eine Füllung mit Inhalt und dergleichen deuten könnte, obzwar in zwei Fällen reichliche Eiweißkörnchen mit ihren Fetteinschlüssen nebst mehreren isolirten Fettkügelchen zur Aufnahme gelangten.

Die angeführten Versuche lehren, dass nach einer 24stündigen oder längeren Fütterung mit Milch- oder Fischfett kein Inhalt (Glykogen) in den erschöpften Glanzkörpern angehäuft wird.

Über den Physiko-Chemismus bei der Verdauung und Bildung von Kohlenhydraten im Leibe der Pelomyxa.

Ich habe sichergestellt, dass die im Plasmaleibe von Pelomyxen befindlichen Glanzkörper aus einem Inhalt, der Glykogen ist, und

aus einer Hüllmembran, welche ein schwerer lösliches Kohlenhydrat vorstellt, zusammengesetzt sind. Ich habe auch konstatirt, dass das Glykogen in den Glanzkörpern sich anhäuft, wenn die betreffenden Thiere mit reichlicher, aus Kohlenhydraten bestehender oder kohlenhydrathaltiger Nahrung (Stärke, deren verschiedenen Modifikationen, Glykogen, Cellulose und Coniferin) gefüttert werden. Schließlich kam ich zu dem Ergebnis, dass das Glykogen, dieser wichtige Nährstoff, in dem die für den Betrieb und andere Lebensvorgänge verwendbare potenzielle Energie angehäuft ist, bei Abwesenheit von Nahrung allmählich aus den Glanzkörpern schwindet und dass Hand in Hand damit auch die vitalen Vorgänge, die in der Bewegung ihren Ausdruck finden, abnehmen.

Ich halte dafür, dass das Glykogen im Inneren der Pelomyxa durch direkte Metamorphose der aus Kohlenhydrat zusammengesetzten oder dieses (chemisch gebunden) enthaltenden Nahrung entsteht und nicht durch Abspaltung von den Eiweißmolekülen des Protoplasmas.

Den ganzen Vorgang von dem Beginne der Verdauung bis zur Bildung der Glanzkörper stelle ich mir folgendermaßen vor.

Um die aufgenommene Nahrung wird vom Protoplasma eine Grenzhaut gebildet, wodurch die Basis eines osmotischen Systems gegeben ist. Die Grenzhaut liegt der Nahrung dicht an, oder aber erstere wird bis zur Vacuolenbildung gedehnt, im Falle nämlich, dass die Nahrung rasch genug aufgelöst wird. Durch die Plasmahaut müssen Enzyme hindurchtreten, nachdem dieselben von den im Protoplasma enthaltenen Zymogen abgespalten wurden. Denselben Weg muss auch das zuerst neutrale, dann sauere, flüssige Medium einschlagen, in dem die Enzyme thätig sind. Durch die Einwirkung des Enzyms wird entweder das in der Nahrung chemisch gebundene Kohlenhydrat abgespalten, oder es wird ein zusammengesetztes Kohlenhydrat zertrümmert, indem es in weniger komplicirte bis zu den einfachen Zuckerarten herabsteigend überführt wird. Die so adaptirte Nahrung diosmirt in Form von Zucker durch die Vacuolenhaut in den Plasmakörper hinein, wo sie entweder gleich in verschiedenen Lebensfunktionen Verwendung findet, oder aber sie wird, wenn im Überfluss vorhanden, nebenbei in den Glanzkörpern deponirt. Hierbei spielt, wie ich vermuthe, die Hüllmembran der Glanzkörper eine wichtige Rolle, indem nämlich der durch dieselbe passirende Zucker unter Mitwirkung des Protoplasmas in Glykogen verwandelt wird. Dieses schlägt sich dann bei Gegenwart einer sowohl in den Glanzkörpern, als auch im Plasma vorhandenen löslichen Substanz sofort

nieder, in welcher Form es dann im Inneren der Glanzkörper magazinirt wird. Bei eintretendem Nahrungsmangel entwickelt der Organismus eine Thätigkeit, welche auf die Ausnutzung des in den Glanzkörpern deponirten Glykogens hinausläuft. Aus dem Zymogen wird an der Grenze der Hüllmembran ein Enzym abgeschieden, welches durch die letztere hindurchtritt und das im Inneren angehäufte Glykogen wieder in Zucker verwandelt. Dieser diosmirt in das umgebende Protoplasma und findet in verschiedenen Lebensvorgängen Verwendung.

Es entsteht die Frage, wie und wann im Protoplasma neue Glanzkörper gebildet werden. Ich halte dafür, dass bei reichlicher Nahrung immerwährend neue Glanzkörper entstehen. Es spricht hierfür die wiederholt von mir gemachte Beobachtung, dass bei ergiebiger Fütterung neben größeren mit Inhalt erfüllten Glanzkörpern (dies lässt sich besonders gut beobachten, wenn erschöpfte und bereits agglutinirte Glanzkörper ursprünglich vorhanden waren) auch solche von minimalen Dimensionen auftreten, deren Gegenwart vor der Fütterung sich nicht konstatiren ließ, so dass angenommen werden muss, dass dieselben während der Assimilation entstanden sind.

R. Greeff, der verdienstvolle Protozoenforscher, von dem Pelomyxa entdeckt und ausführlich beschrieben wurde[1], hält die Glanzkörper für Sporen des genannten Organismus und vermuthet, dass dieselben von besonderen in den Kernen befindlichen runden Körperchen ihren Ursprung genommen haben. Die letzteren, ursprünglich solid, sollen unter gleichzeitiger Volumvergrößerung des Kernes sich in doppelt kontourirte Körper verwandeln, welche schließlich die Kernmembran durchreißen, in das Protoplasma übertreten, um daselbst zu Glanzkörpern sich umzubilden. Die Ansicht Greeff's über die Bedeutung der Glanzkörper wird durch die in dieser Arbeit angeführten Beobachtungen und Versuche widerlegt, und was die Vermuthung desselben Autors über den Ursprung der Glanzkörper betrifft, so muss ich dieselbe auch für gegenstandlos erklären. Wie schon Greeff gezeigt hatte, befinden sich im Kerne besondere kugelige, schwach glänzende, ungefärbte und undurchsichtige Körper von verschiedener Größe. Sie können undeutlich und in größerer Zahl vorhanden sein, oder aber sie sind deutlicher, von größerem Umfang und geringerer Zahl. Im extremen Falle kann bei stark ausgehun-

[1] Richard Greeff, Pelomyxa palustris, ein amöbenartiger Organismus des süßen Wassers. Archiv für mikr. Anat. Bd. X. 1874.

gerten Individuen ihr Durchmesser bis $2^1/_2$ Sechstel desjenigen der Kerne betragen. In Essigsäure sind diese Körper unlöslich, wie schon Greeff konstatirt hat, eben so in Salzsäure und Salpetersäure. Ich halte dafür, dass die doppeltkontourirten Körper, die von Greeff angeblich im Inneren der Kerne gesehen wurden, mit Glanzkörpern identisch sind, und dass hier in so fern eine Täuschung vorliegt, als höchstwahrscheinlich die mit dem Kerne verklebten, rudimentären Glanzkörper, als im Inneren derselben liegend angesehen wurden. Dass die im Inneren der Kerne auftretenden Körper mit den erschöpften Glanzkörpern nichts gemein haben, davon geben mikrochemische Reaktionen sichere Auskunft. Ich betrachte die genannten Kernbestandtheile für Stoffwechselprodukte der Kerne und möchte dieselben für fettartige Körper ansehen. Doch bestehen bei mir hierüber noch einige Zweifel, und so möchte ich mir eine definitive Ansicht für eine spätere Arbeit vorbehalten.

Was die Entstehung neuer Glanzkörper betrifft, so muss ich mich bis dahin nur auf Vermuthungen beschränken. Ich halte dafür, dass bei ihrer Bildung zuerst die Hüllmembranen entstehen, indem aus irgend welchem, im Protoplasma befindlichen Kohlenhydratmateriale oder nach Abspaltung eines solchen von dem Plasma unter bestimmten Verhältnissen ein minder lösliches Kohlenhydrat entsteht, welches sofort an Ort und Stelle niedergeschlagen wird. Die einzelnen, bestimmte Dimensionen erreichenden Kohlenhydratniederschläge bilden die Basis der Hüllmembran für die neuen Glanzkörper. Mit der das Glykogen aus seinen Lösungen fällenden Substanz durchtränkt, fangen die Kohlenhydratniederschläge sofort ihre Thätigkeit an. Das aus der Verarbeitung der Nahrung stammende und in das Protoplasma transportirte Kohlenhydrat wird bei seinem Eintritt in die ausgeschiedene Kohlenhydratsubstanz unter Beihilfe von Protoplasma in Glykogen verwandelt, welches, sofort ausgefällt, mehr in der Mitte sich koncentrirt, während die festeren, primären Kohlenhydrattheile die Peripherie einnehmen. Die so entstandenen Glanzkörper können bei Gegenwart von genügendem Kohlenhydratmateriale im Protoplasma weiter wachsen. Neue Glykogentheilchen werden im Inneren deponirt, während die Hüllmembran durch Auf- resp. Einlagerung neuer im Plasma entstehender Theilchen des zur Ausfüllung gelangenden schwer löslichen Kohlenhydrates wächst. Beim Erschöpfen der Glanzkörper, wobei auch die Hülle sich zusammenzieht, erfährt letztere gewisse Veränderungen (wie die Jodreaktion erkennen lässt), aber deren Masse wird anscheinend nicht verringert. Bei manchen Glanz-

körpern jedoch scheint die Volumabnahme nicht mit dem Erschöpfen des Inhaltes gleichen Schritt zu halten, da vielfach leere Hüllen von bedeutendem Umfang angetroffen werden.

Der Bildungsmodus der Glanzkörper macht auch einige abweichende Formen derselben erklärlich. So dürften die biskuitförmigen Glanzkörper durch paarweise, jedoch unvollständige Vereinigung zweier neben einander entstandenen Niederschläge sich gebildet haben (sind also keineswegs durch unvollkommene Theilung eines einzigen Glanzkörpers entstanden, wie Greeff angenommen hat), während die unregelmäßig gebuchteten Formen vielleicht einer größeren Anzahl von neben einander abgeschiedenen Niederschlägen ihre Entstehung verdanken. Über die das Glykogen im Niederschlagszustande erhaltende Substanz der Glanzkörper kann ich nur wenig Positives berichten. Bei Isolirung der Glanzkörper und Überführen letzterer in reines Wasser dürfte diese Substanz allmählich nach außen diosmiren, so dass hierdurch die Auflösung von Glykogen ermöglicht wird. In jenen Fällen, in denen durch besondere künstliche Lösungsmittel der Inhalt der Glanzkörper rasch sich verliert, dürfte der das Niederschlagen des Glykogens verursachende Körper seine diesbezüglichen Eigenschaften durch die Einwirkung der Reagentien eingebüßt haben.

Ich habe auch einige Versuche angestellt, welche den Zweck verfolgten zu erfahren, ob die Diosmose der supponirten, Glykogen zum Abscheiden bringenden Substanz an isolirten, im Wasser liegenden Glanzkörpern sistirt oder wenigstens beschränkt werden könnte. Ich prüfte verschiedene Lösungen in der angedeuteten Richtung und fand, dass die Glanzkörper, von denen ich mich überzeugte, dass sie ihren Inhalt rasch an Wasser abgeben, denselben in gesättigter Kochsalz-, Asparaginlösung, in starken Lösungen von Zucker, Glykogen und Eieralbumin nicht verlieren, dass folglich die Diosmose der das Glykogen im Niederschlagszustande haltenden Substanz und hierdurch die Lösung des Glykogens unterdrückt wird.

Die Wahrnehmung, dass im Protoplasma der Pelomyxa zeitweilig einzelne Glanzkörper durchgerissene Hüllmembranen besitzen, lässt mich vermuthen, dass die Hüllmembran keineswegs dauernd in Aktion verharrt, sondern dass dieselbe nach längerer Thätigkeit dem Verderben anheimfällt, wodurch auch der Glanzkörper zu Grunde geht. Ich nehme desshalb an, dass die so eingegangenen Glanzkörper durch neue ersetzt werden, deren mögliche Entstehungsweise oben ihre Besprechung erfuhr.

Schluss.

Es bestehen derzeit wenig Arbeiten, welche mit der Assimilation der Kohlenhydrate bei den Amöben sich beschäftigt hätten, und diese betreffen ausschließlich nur die Verdauung der rohen Stärke. GREENWOOD[1] und MEISSNER[2] sind hierbei zu einem negativen Resultate gelangt. Dem gegenüber haben HARTOG und DIXON[3] aus Pelomyxen nebst einem peptischen auch ein diastatisches Enzym gewonnen, was mit meinen Beobachtungen und Versuchen im Einklang steht. MEISSNER hat auch ein Experiment mit Pelomyxa angestellt, indem er derselben 24 Stunden lang rohe Reisstärke zur Aufnahme darbot, welche während dieser Zeit sich nicht verändert haben soll. Ich vermuthe, dass die Ursache der bisherigen negativen Ergebnisse lediglich in den unzureichenden Versuchsmethoden zu suchen ist, und ferner darin, dass das verschiedenartige Verhalten der mannigfaltigen Stärkesorten den Enzymen gegenüber nicht gehörig beachtet wurde. Ich glaube, dass speciell bei den Amöben und bei den Sarkodinen im Allgemeinen die Fähigkeit der Verdauung von Kohlenhydraten und deren Bildung verbreitet ist, dass diese Processe jedoch nicht so deutlich wahrgenommen werden können, wie es bei Pelomyxa palustris der Fall ist. So fand ich z. B. bei Amoeba proteus, welche unter möglichst natürlichen Verhältnissen kultivirt wurde, dass dieselbe rohe Stärkekörner des Weizens, allerdings spärlich, aufnimmt, um dieselben im Laufe der Zeit in einer für diastatische Enzyme charakteristischen Weise zu korrodiren.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen, was die Verdauung der Kohlenhydrate betrifft, stimmen größtentheils mit den an Plasmodien der Myxomyceten gemachten Erfahrungen und Versuchen überein. Erwähnt sei zuerst die gewiss auffallende Thatsache, dass nach REINKE und RODEWALD[4] in den Plasmodien von Aethalium septicum Glykogen vorkommen soll. Ferner beobachtete WORTMANN[5] Korrosionen an Stärkekörnern, welche von Aethalium-Plasmodien auf-

---

[1] On the digestive process on some Rhizopods. Journal of Physiology. VII. 1886.

[2] Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protozoen. Diese Zeitschr. Bd. XLVI. 1888.

[3] On the digestive Ferments of a large Protozoon. Rep. 63. Meet. Brit. Ass. Ad. Sc. Nach dem Referate im Zoologischen Jahresbericht. 1895.

[4] Studien über das Protoplasma. I. Untersuchungen aus dem botanischen Laboratorium zu Göttingen. 2. Heft. Berlin 1881. p. 33—34.

[5] Vgl. DE BARY, Vergleichende Morphologie u. Biologie der Pilze. 1884. p. 487.

genommen wurden, und Lister[1] konnte die Verdauung der aufgequollenen Stärke in den Plasmodien von Badhamia utricularis konstatiren. Eingehender beschäftigte sich mit dieser Frage Čelakovský[2], welcher Plasmodien von Chondrioderma difforme auf ihr Verdauungsvermögen der Stärke gegenüber untersuchte. Nach seinen Ausführungen wird aufgequollene Stärke bis auf Skelettüberreste verdaut und rohe Körner der Weizenstärke fallen der Korrosion anheim, während rohe Kartoffelstärke sehr resistent erscheint. Er fand bei den genannten Veränderungen neutrale oder saure Reaktion und deutet auf die Möglichkeit der diastatischen Enzymwirkung hin. Was die Cellulose betrifft, so gelang es ihm nicht deren Verdauung im Plasmaleibe von Chondrioderma zu konstatiren (l. c. p. 244).

Durch den Nachweis von bestimmten an der eingeführten Nahrung wahrnehmbaren Veränderungen ist noch kein Beweis für deren Verwendung in Assimilationsprocessen u. dgl. erbracht. Es entziehen sich ja viele Veränderungen der Beobachtung, darunter auch solche, welche bestimmt mit einer Assimilation verknüpft sind, wie die Versuche mit excentrisch gebauten Stärkekörnern und mit Cellulosefasern lehren. Ein strikter Beweis, dass irgend ein Nährkörper assimilirt wird, liegt allerdings vor, wenn es gelingt einen causalen Zusammenhang der eingeführten Nahrung, eventuell deren Veränderung, mit dem Auftreten von sichtbaren Assimilaten in demselben ein- oder mehrzelligen Organismus aufzudecken. Ich hoffe, dass mir dieses an Pelomyxa gelungen ist, und zwar einerseits durch den Nachweis der Beschaffenheit von Glanzkörpern, andererseits durch den Nachweis des Zusammenhanges bestimmter an ihnen beobachteten Veränderungen mit gewissen Veränderungen der eingeführten Nahrung. Ich bin der Ansicht, dass ich hiermit einen Weg für die exakte Erforschung einiger physiko-chemischer Lebensvorgänge bei den niedersten thierischen Organismen eröffnet habe, und hoffe, dass die relativ leichte Kultur-, Beobachtungs- und Versuchsmethode, die an dieser Stelle für Pelomyxa beschrieben wurde, es meinen Nachfolgern auf diesem Gebiete der biologischen Forschung ermöglichen wird, meine Beobachtungen und Versuche jederzeit zu kontrolliren.

Prag, im Mai 1900.

[1] Annals of Botany. London, Oxford 1888/89. Bd. II. p. 5.

[2] Über die Aufnahme lebender und todter verdaulicher Körper in die Plasmodien der Myxomyceten. Flora oder allgem. Bot. Zeitung. Ergänzungs-Band. 1892. p. 242—244.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XLI.

Fig. 1. Ein Stärkekorn der rohen Weizenstärke in Verdauung begriffen. Nach 24stündigem Füttern einer Pelomyxa beobachtet. Gezeichnet bei 350facher Vergrößerung.

Fig. 2. Ein Stärkekorn der rohen Weizenstärke in Verdauung begriffen. Nach 24stündigem Füttern und weiteren 24 Stunden beobachtet. Gezeichnet bei 350facher Vergrößerung.

Fig. 3. Stärkekörner der rohen Weizenstärke in Verdauung begriffen. Nach 24stündigem Füttern und weiteren 2 Tagen beobachtet. Gezeichnet bei 350facher Vergrößerung.

Fig. 4. Stärkekörner der rohen Weizenstärke in Verdauung begriffen. Nach 24stündigem Füttern und weiteren 4 Tagen beobachtet. Gezeichnet bei 350facher Vergrößerung.

Fig. 5. Stärkekörner der rohen Weizenstärke in Verdauung begriffen. Nach 24stündigem Füttern und nach weiteren 5 Tagen beobachtet. Gezeichnet bei 350facher Vergrößerung.

Fig. 6. Stärkekörner der rohen Weizenstärke in Verdauung begriffen. Nach 24stündigem Füttern und nach weiteren 6 Tagen beobachtet. Gezeichnet bei 350facher Vergrößerung.

Fig. 7. Stärkekörner der rohen Weizenstärke in Verdauung begriffen. Nach 24stündigem Füttern und nach weiteren 7 Tagen beobachtet. Gezeichnet bei 350facher Vergrößerung.

Fig. 8. Stärkekörner der rohen Weizenstärke in Verdauung begriffen. Nach 24stündigem Füttern und nach weiteren 8 Tagen beobachtet. Gezeichnet bei 350facher Vergrößerung.

Fig. 9. Stärkekörner der rohen Weizenstärke. Nach 24ständigem Füttern und nach weiteren 11 Tagen beobachtet. *a—k* in Verdauung begriffene, *l*, *m* unversehrte Körner. Gezeichnet bei 350facher Vergrößerung.

Fig. 10. Stärkekörner der rohen Weizenstärke in Verdauung begriffen. Nach 24stündigem Füttern und nach weiteren 12 Tagen beobachtet. Gezeichnet bei 350facher Vergrößerung.

Fig. 11 *A*. Stärkekörner der rohen Weizenstärke in Verdauung begriffen. Nach 24stündigem Füttern und nach weiteren 5 Tagen beobachtet. *I* und *II* in Nahrungsvacuolen eingeschlossene Körner. Gezeichnet bei 350facher Vergrößerung.

Fig. 11 *B*. Stärkekörner der rohen Weizenstärke in Verdauung begriffen. Nach 24stündigem Füttern und nach weiteren 13 Tagen beobachtet. Gezeichnet bei 350facher Vergrößerung.

Fig. 12. Stärkekörner der rohen Weizenstärke in Verdauung begriffen. (theilweise in Vacuolen). Nach 1stündigem Füttern und nach weiteren 43 Stunden beobachtet. Gezeichnet bei 350facher Vergrößerung.

Fig. 13 *A*. Stärkekörner der rohen Weizenstärke in Verdauung begriffen (in Nahrungsvacuolen). Fütterungsdauer eine halbe Stunde. Beobachtet nach 24 Stunden (von dem Beginn der Fütterung an gerechnet). Gezeichnet bei 350facher Vergrößerung.

Fig. 13 *B* und 13 *C*. Stärkekörner der rohen Weizenstärke in Verdauung begriffen (größtentheils in Nahrungsvacuolen). Fütterungsdauer eine halbe Stunde. Beobachtet nach 2 (*C*) und ferner (*B*) nach 4 Tagen (von dem Beginn der Fütterung an gerechnet). Gezeichnet bei 350facher Vergrößerung.

Fig. 14. Stärkekörner der rohen Weizenstärke in Verdauung begriffen

(zum Theil in Vacuolen). Fütterungsdauer eine halbe Stunde. Beobachtet nach 24 Stunden (von dem Beginn der Fütterung an gerechnet). Gezeichnet bei 350facher Vergrößerung.

Tafel XLII.

Fig. 15 *A* und 15 *B*. Stärkekörner der rohen Weizenstärke in Verdauung begriffen (zum Theil in Nahrungsvacuolen). Fütterungsdauer 4 Stunden. Beobachtet nach 4½ Stunden und dann noch einmal nach 29 Stunden (von dem Beginn der Fütterung an gerechnet). Gezeichnet bei 350facher Vergrößerung.

Fig. 16. Stärkekörner der rohen Weizenstärke in Verdauung begriffen. Fütterungsdauer 4 Stunden. Beobachtet nach 6 Tagen (von dem Beginn der Fütterung an gerechnet). Gezeichnet bei 350facher Vergrößerung.

Fig. 17. Glanzkörper: *A* vor, *B* nach 1stündigem Verbleib im destillirten Wasser. Vergrößerung ca. 180fach.

Fig. 18. Glanzkörper nach Einwirkung des Speichels. *A* nach 24stündiger Einwirkung, *B* nach 4tägigem Einfluss (oben die mit Speichel nach Zuthat von Glycerin und destillirtem Wasser behandelten Glanzkörper, unten die mit reinem Sekret behandelten Körper). Vergrößerung ca. 180fach.

Fig. 18 ><. *a* ein Glanzkörper (doppelt) vor, *b* derselbe nach 4stündiger Einwirkung eines glycerinhaltigen Auszuges des Pankreas der Rinder (mit Chloroform). Nach weiterer Einwirkung desselben, jedoch erneuerten Auszuges wird die Form *b* nicht weiter verändert. Vergrößerung ca. 180fach.

Fig. 19. Glanzkörper. *A* vor dem Versuche (meist agglutinirt), *B* nach 24stündiger Fütterung mit roher Weizenstärke. *K* Kern mit agglutinirten (erschöpften) Glanzkörpern. Vergrößerung mehr als 300fach.

Fig. 20. Ein Pelomyxa-Individuum wurde 6 Tage lang ohne Nahrung gehalten (Glanzkörper Anfangs voll, die größten eben so breit wie die Kerne). Hierauf wurde 24 Stunden lang mit roher Stärke gefüttert. *a* bis *g* Glanzkörper vor der Fütterung; *A* bis *E* dieselben nach der Fütterung; *K* Kern (mit Bakterien). Vergrößerung ca. 600fach.

Fig. 21. Ein Pelomyxa-Individuum wurde durch 48 Stunden mit roher Weizenstärke gefüttert. *A*, Glanzkörper vor der Fütterung (im agglutinirten Zustande); *B*, dieselben (theilweise agglutinirt) nach der Fütterung; J_1 bis J_3 Kerne (zum Theil agglutinirt) vor der Fütterung; K_1 bis K_3, dieselben nach der Fütterung. Vergrößerung ca. 300fach.

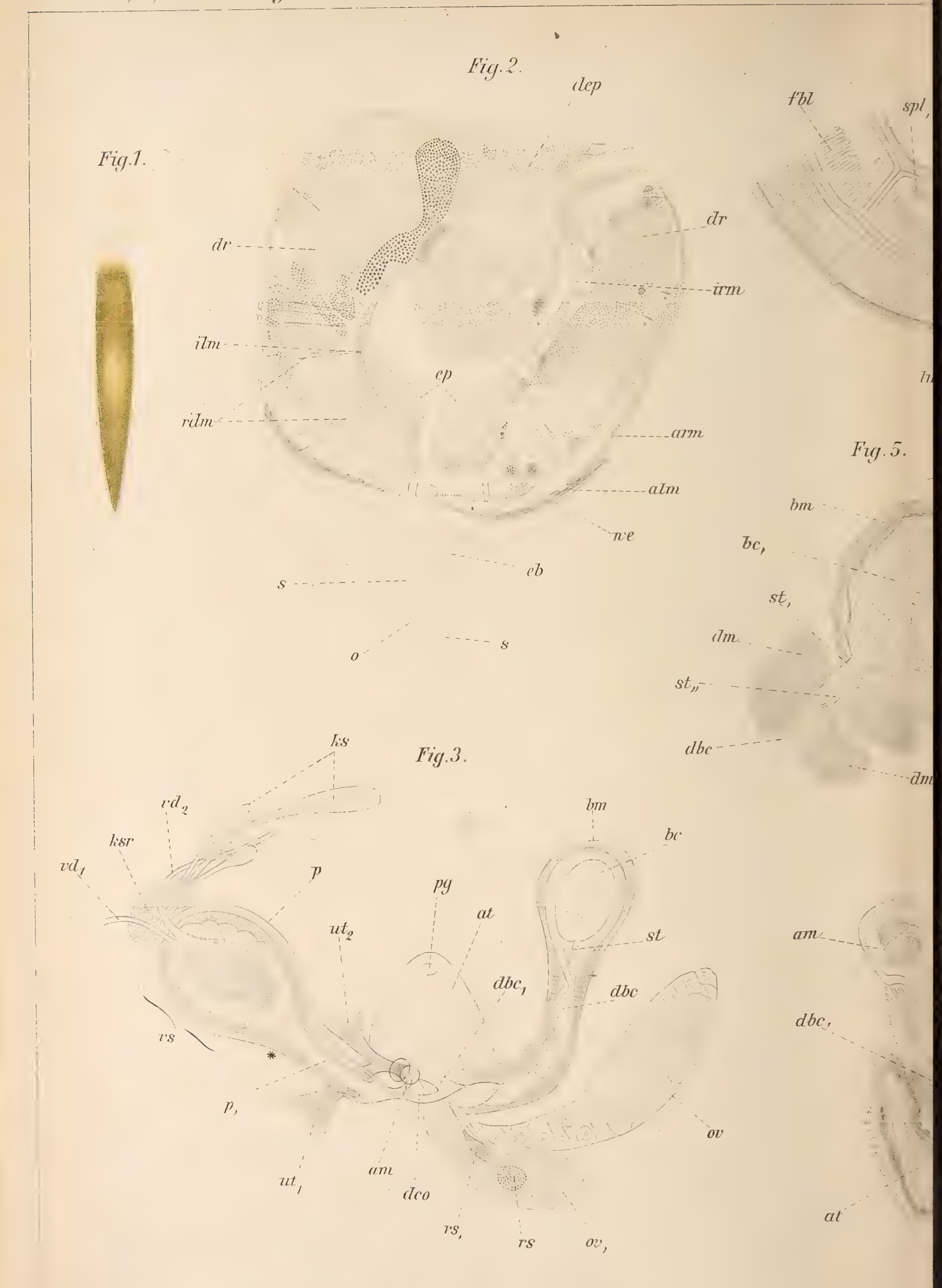
Fig. 22. Ein Pelomyxa-Individuum wurde durch 13 Tage bei Nahrungsmangel gehalten und hierauf 24 Stunden lang mit roher Weizenstärke gefüttert. B_1 Glanzkörper vor, *A* dieselben nach dem Aushungern, B_2 dieselben nach der Stärkefütterung. K_1 und K_2 Kerne nach dem Aushungern (agglutinirt). Vergrößerung ca. 250fach.

Fig. 23. Hälfte eines Pelomyxa-Individuums wurde durch 24 Stunden mit Coniferinkryställchen gefüttert und nach weiteren 24 Stunden beobachtet. *A*, Glanzkörper vor der Fütterung; *B*, solche nach der Fütterung; K_1 und K_2, Kerne. Vergrößerung mehr als 300fach.

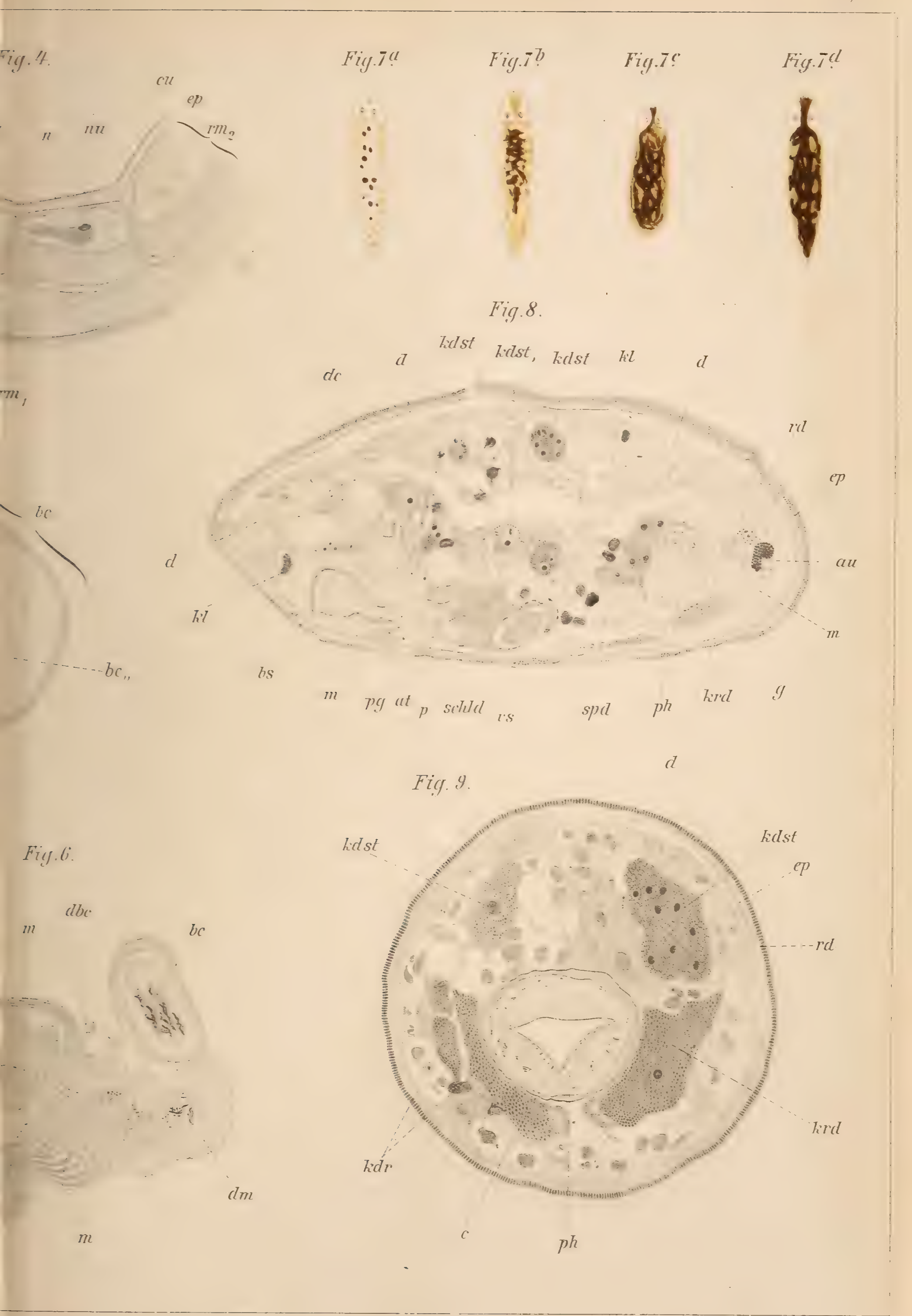
Fig. 24. Hälfte eines Pelomyxa-Individuums wurde durch 24 Stunden mit Coniferin gefüttert und hierauf sogleich untersucht. *A* Glanzkörper vor, *B* nach der Fütterung; K_1 und K_2 Kerne. Vergrößerung ca. 400fach.

Fig. 25. Hälfte eines Pelomyxa-Individuums wurde durch 24 Stunden mit Glykogen (an koagulirtes Eiweiß gebunden) gefüttert und sogleich beobachtet. *A* Glanzkörper vor, *B* nach der Fütterung; K_1 und K_2 Kerne. Vergrößerung ca. 400fach.

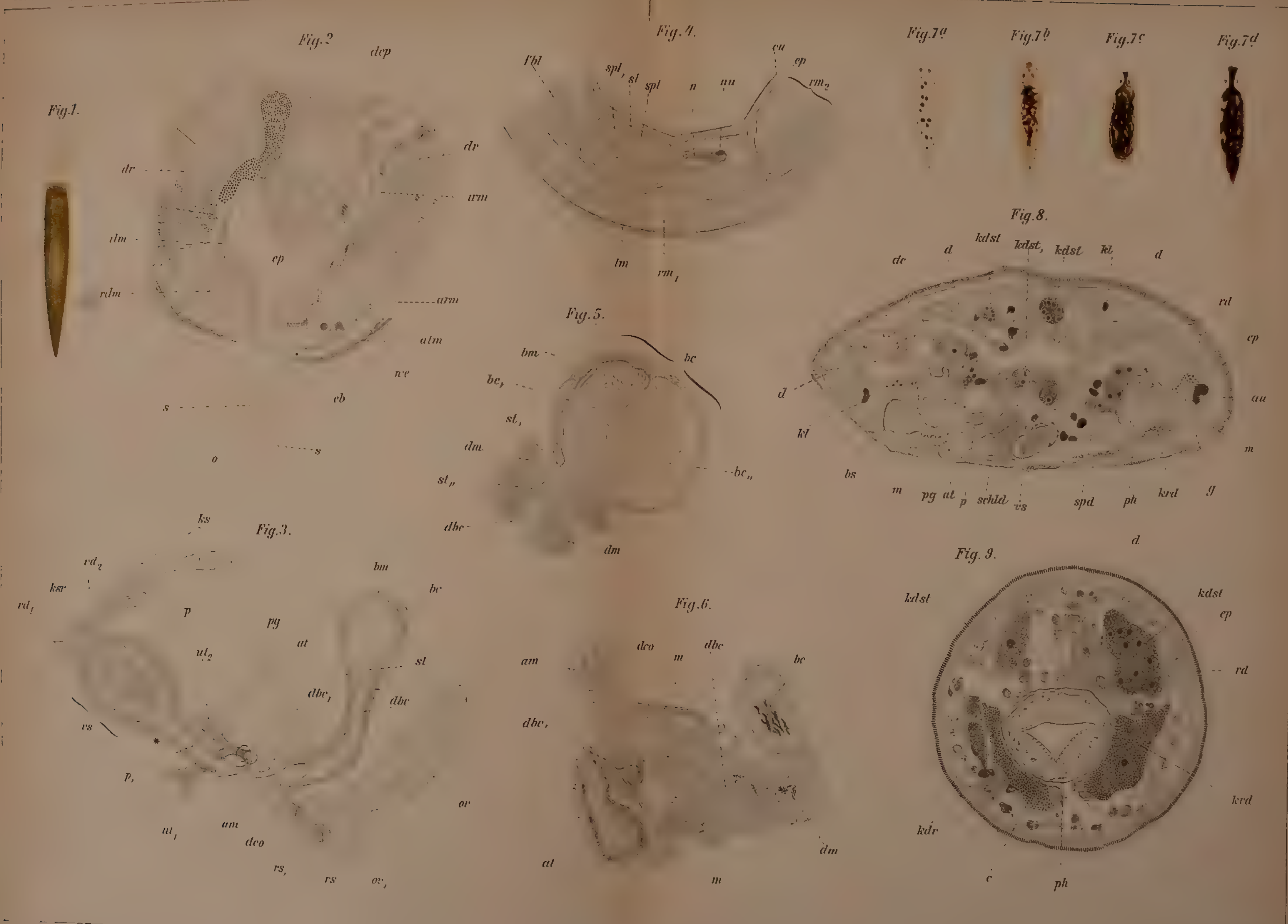
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

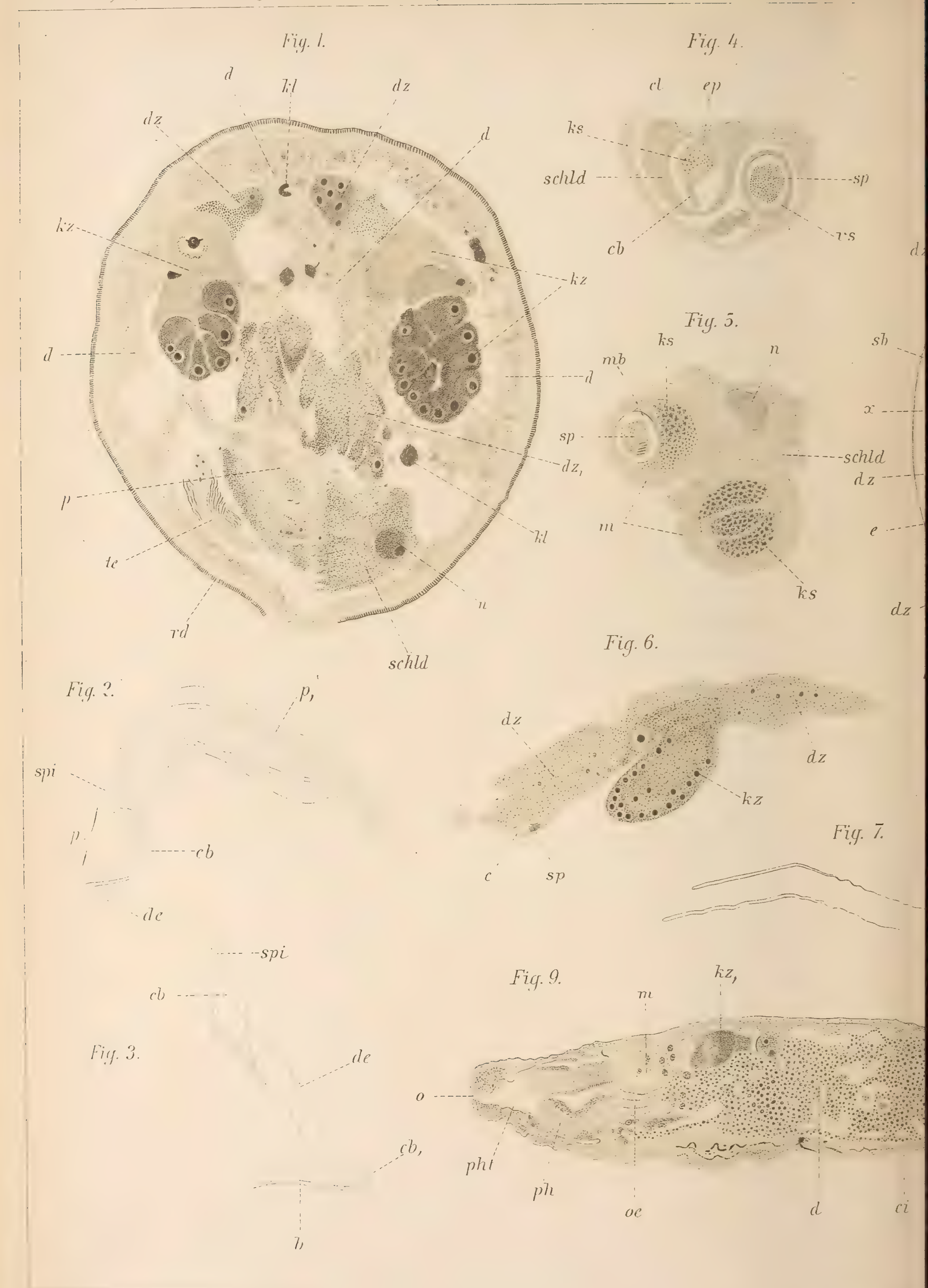


Verlag v. Wilhelm


Fig. 4.
cu
ep
n
nu
rm_2
rm_1
bc
$bc_{,,}$
Fig. 7a
Fig. 7b
Fig. 7c
Fig. 7d
Fig. 8.
kdst
kdst,
kdst
d
kl
d
dc
rd
ep
d
au
kl'
m
bs
m
pg
at
p
schld
vs
spd
ph
krd
g
d
Fig. 9.
kdst
kdst
ep
rd
krd
kdr
c
ph
Fig. 6.
dbc
m
bc
dm
m

ann


Fig. 1.
Fig. 2.
dep
dr
dr
urm
dm
ep
rdm
arm
atm
ve
eb
s
s
o
Fig. 3.
ks
rd₂
ksr
rd₁
p
pg
at
ut₂
bm
bc
st
dbc₁
dbc
rs
p₁
ut₁
am
dco
rs₁
rs
ov
ov₁
Fig. 4.
fbl
spl₁
sl
spl
n
nu
cu
ep
rm₂
lm
rm₁
Fig. 5.
bm
bc
bc₁
st₁
dm
st₁₁
bc₁₁
dbc
dm
Fig. 6.
dco
m
dbc
bc
am
dbc₁
at
m
dm
Fig. 7a
Fig. 7b
Fig. 7c
Fig. 7d
Fig. 8.
kdst
kdst₁
kdst
kl
dc
d
d
rd
ep
d
au
kl
m
bs
m
pg
at
p
schld
vs
spd
ph
krd
g
Fig. 9.
d
kdst
kdst
ep
rd
krd
kdr
c
ph


Fig. 1.
d
kl
dz
dz
d
kz
kz
d
d
dz,
p
kl
te
n
rd
schld
Fig. 4.
cl
ep
ks
schld
sp
cb
vs
Fig. 5.
ks
n
mb
sb
x
sp
schld
dz
m
e
ks
dz
Fig. 6.
Fig. 2.
p,
dz
dz
spi
kz
p
cb
c
sp
Fig. 7.
de
spi
cb
Fig. 9.
kz,
m
Fig. 3.
de
o
cb,
pht
ph
oe
d
ci
b

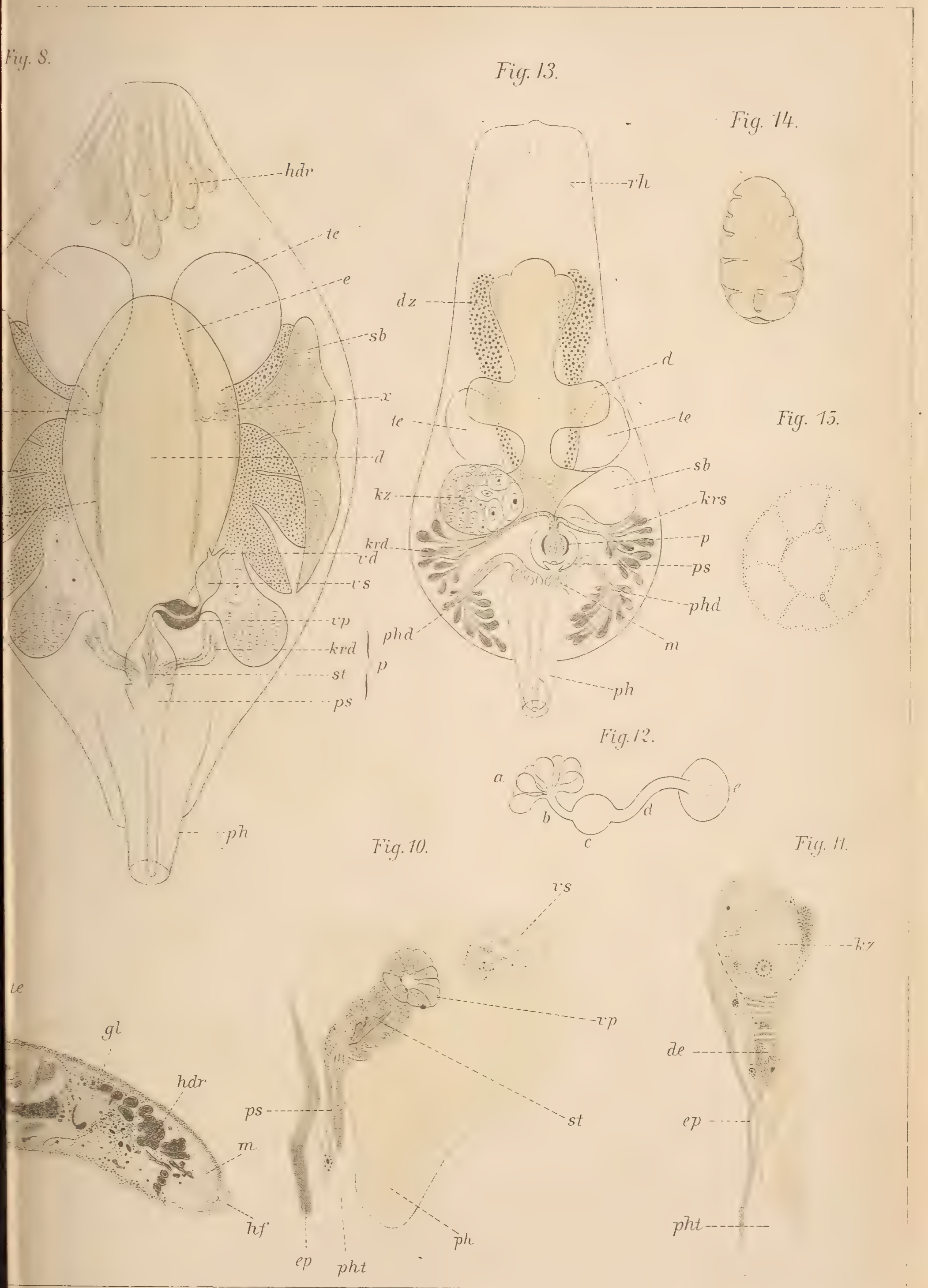
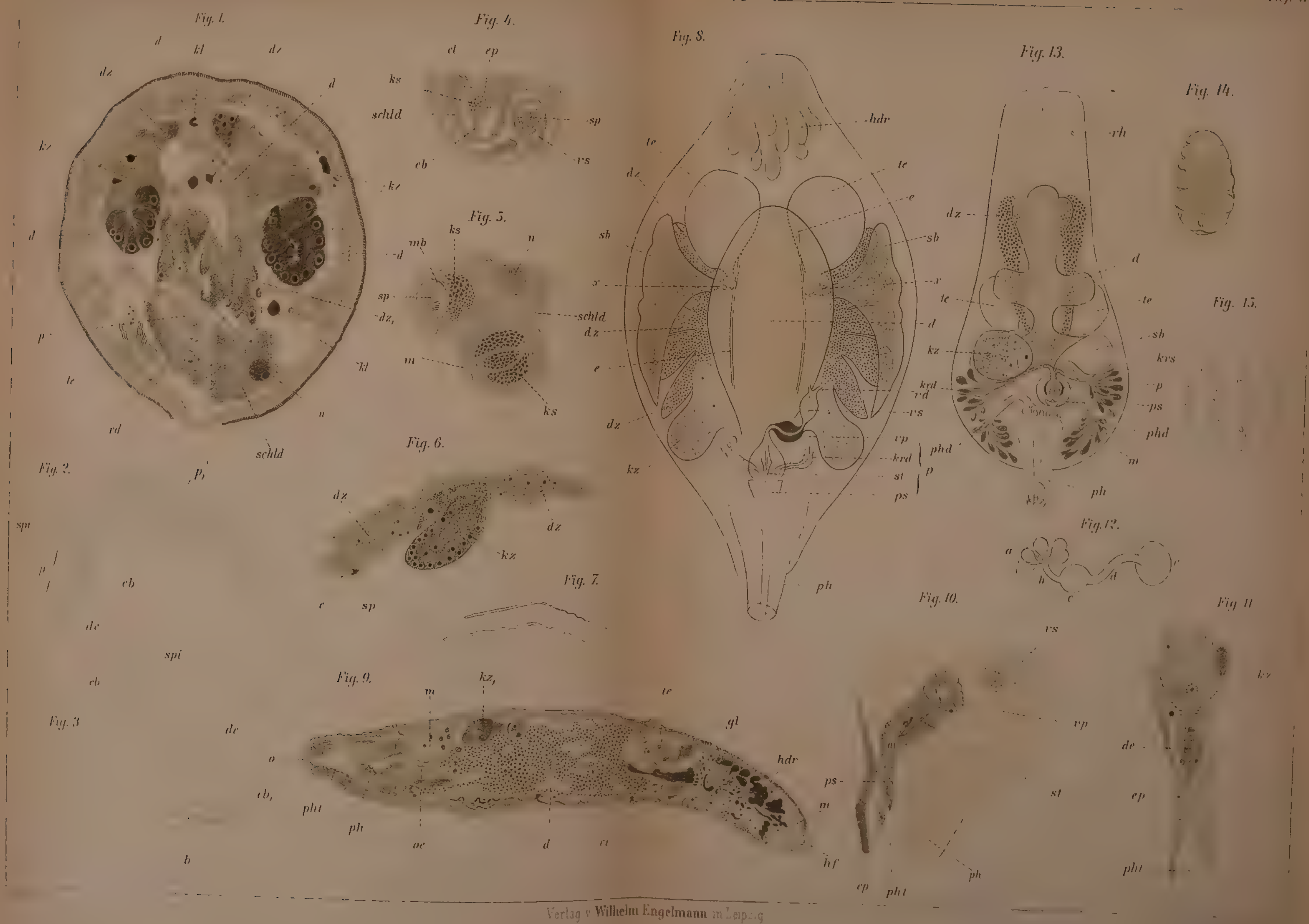
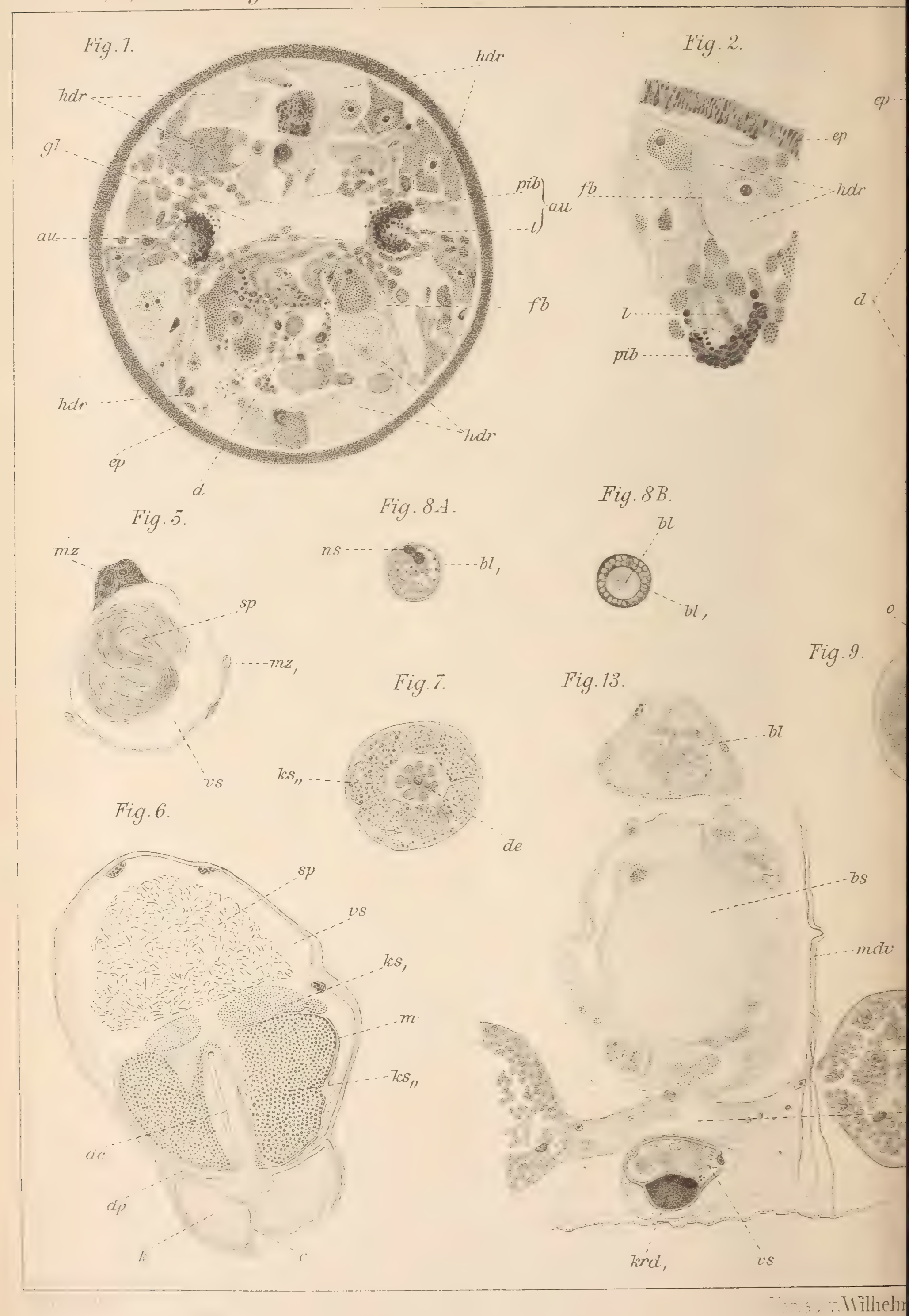


Fig. 8.
hdr
te
e
sb
x
d
vd
vs
vp
krd
st
ps
p
ph
Fig. 13.
rh
dz
d
te
te
sb
kz
krs
krd
p
ps
phd
phd
m
ph
Fig. 14.
Fig. 15.
Fig. 12.
a
b
c
d
e
Fig. 10.
vs
vp
st
ps
ep
pht
ph
Fig. 11.
kz
de
ep
pht
te
gl
hdr
m
hf

gelmann

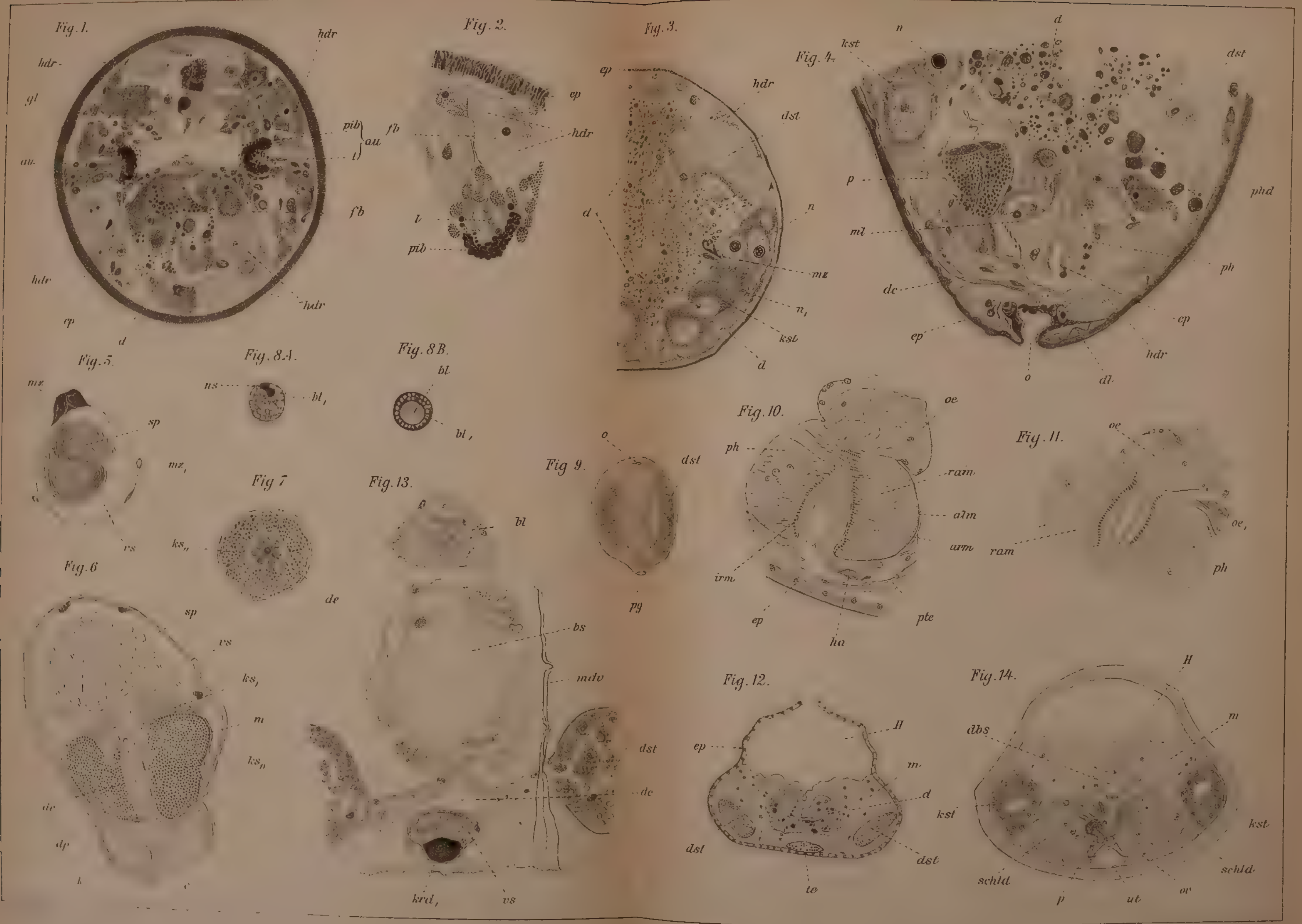


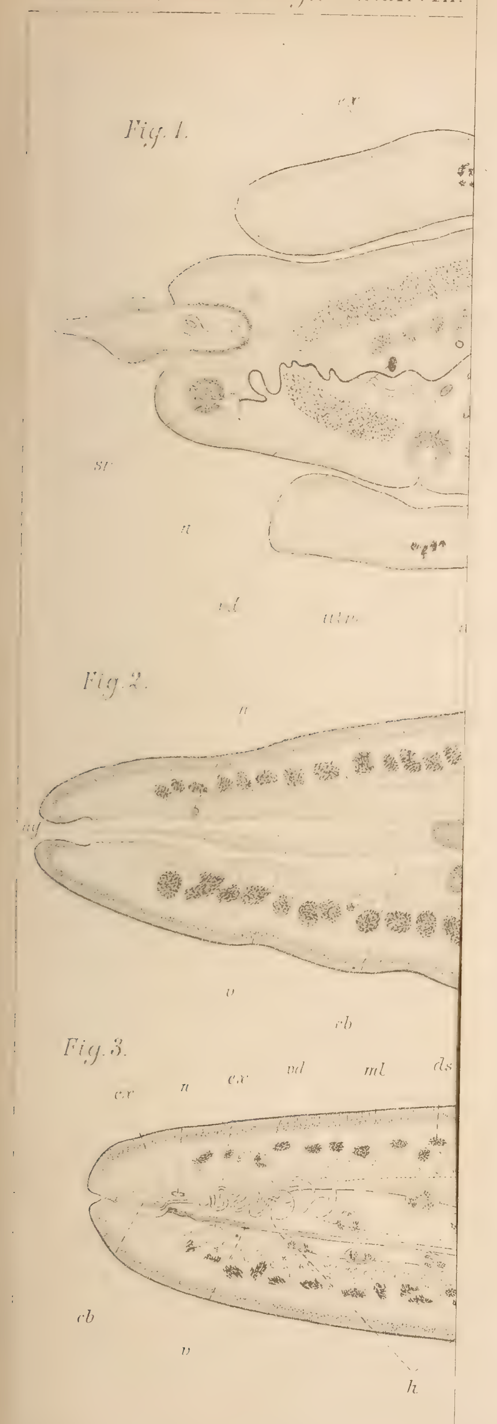
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

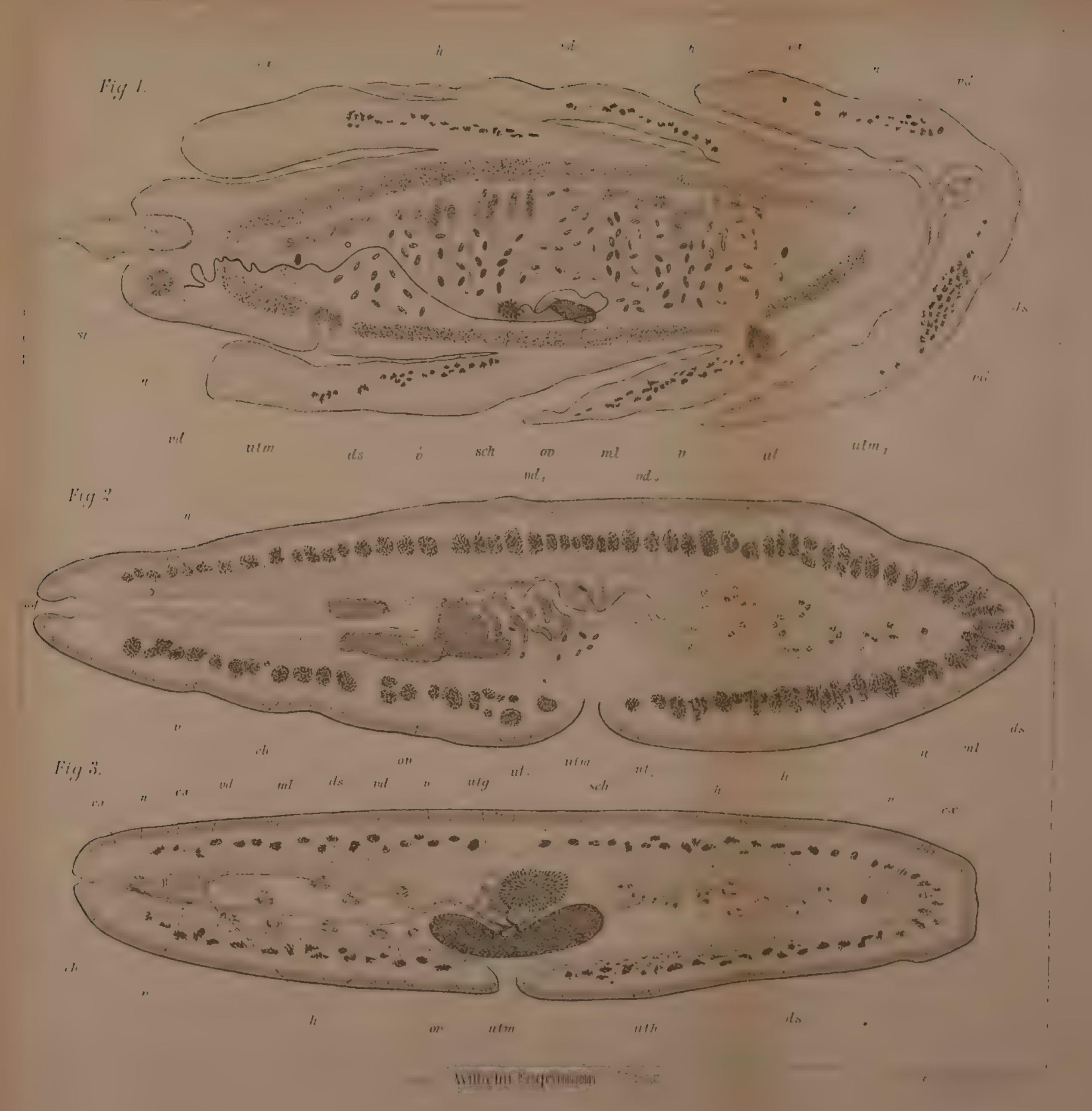

Fig. 1.
hdr
hdr
gl
pib
au
l
au
fb
hdr
hdr
ep
d
Fig. 2.
ep
hdr
fb
l
pib
ep
d
Fig. 5.
mz
sp
mz,
vs
Fig. 8A.
ns
bl,
Fig. 8B.
bl
bl,
Fig. 7.
ks,,
de
Fig. 13.
bl
bs
mdv
krd,
vs
o
Fig. 9.
Fig. 6.
sp
vs
ks,
m
ks,,
dc
dp
k
c

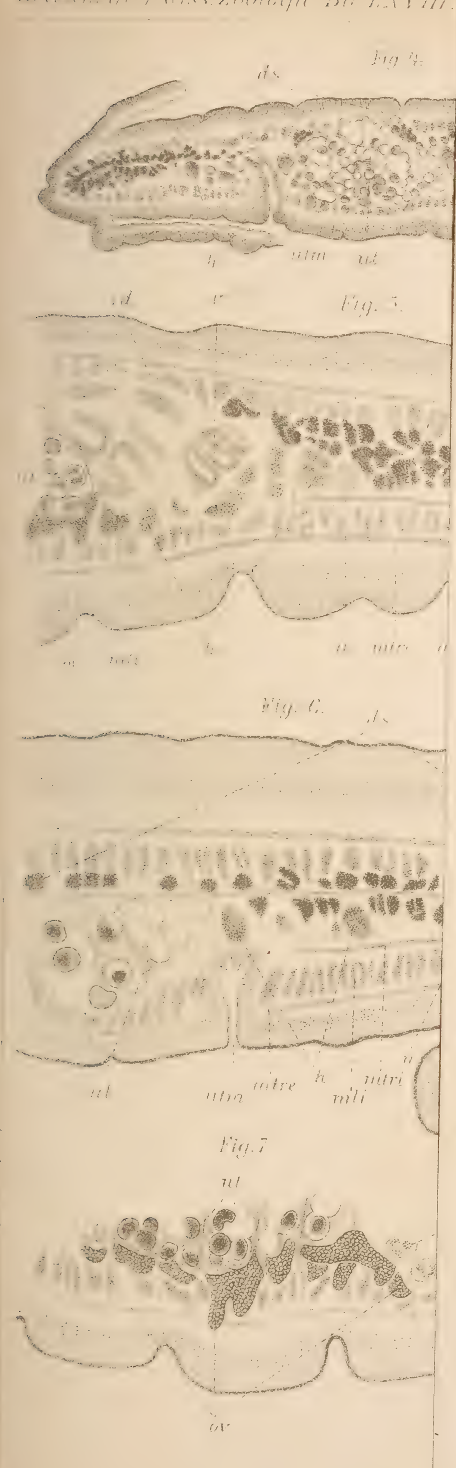
Wilhelm

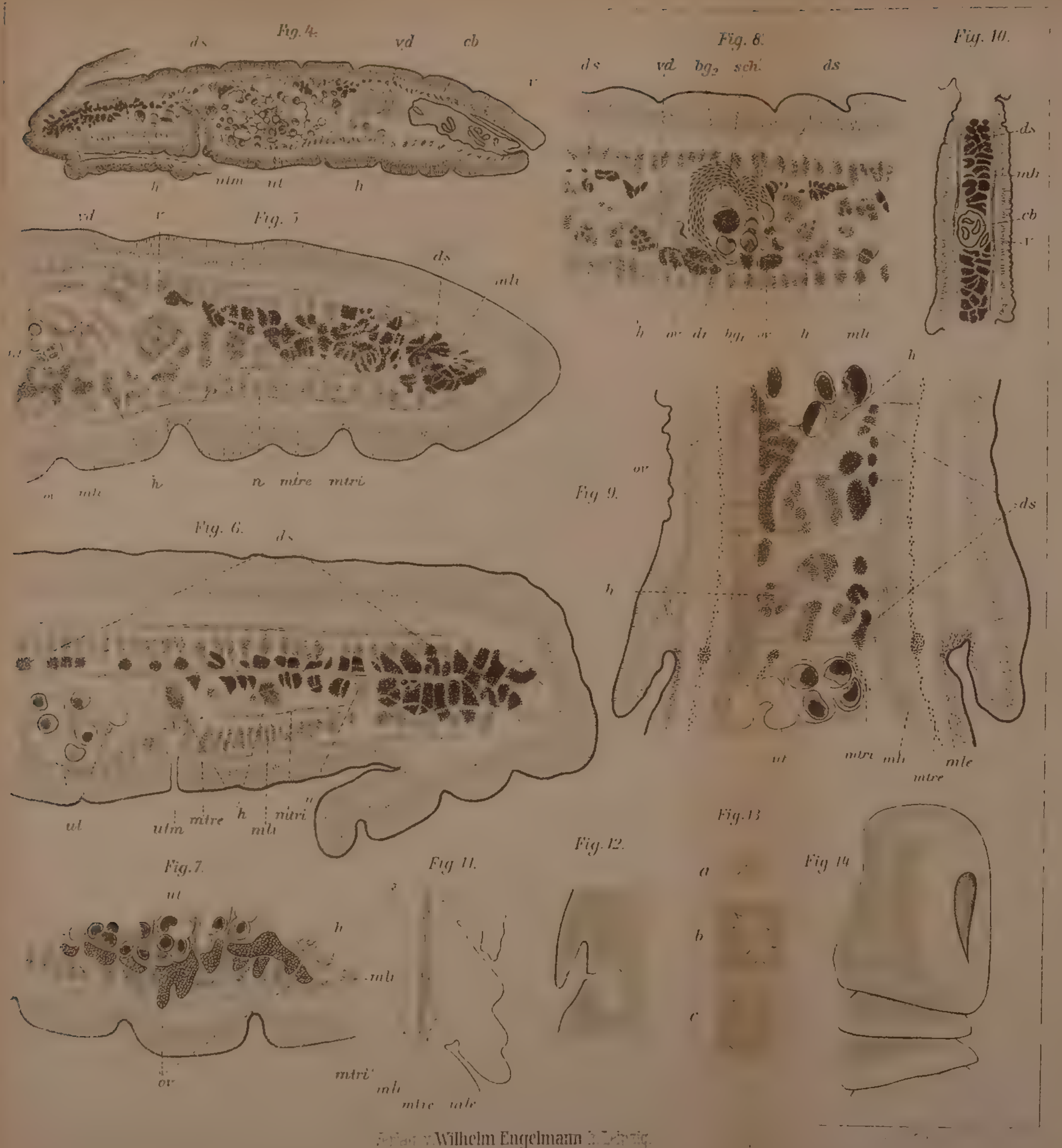

Fig. 3.
hdr
dst
n
mz
n,
kst
d
Fig. 4.
kst
d
dst
p
pad
ml
ph
de
ep
ep
hdr
o
dl
Fig. 10.
oe
ph
dst
ram
alm
arm
irm
ep
pte
ha
Fig. 11.
ram
oe,
ph
Fig. 12.
H
ep
m
d
dst
dst
te
Fig. 14.
H
dbs
m
kst
kst
schld
schld
p
ut
ov


Fig. 1.
hdr
gl
au
pib
au
l
fb
hdr
ep
d
Fig. 2.
ep
fb
hdr
l
pib
Fig. 3.
ep
hdr
dst
d
n
mz
n,
kst
d
Fig. 4.
kst
n
d
dst
p
ml
phd
ph
dc
ep
hdr
o
dl
Fig. 5.
mz
sp
mz,
rs
Fig. 8 A.
ns
bl,
Fig. 8 B.
bl
bl,
Fig. 9.
o
dst
pg
Fig. 10.
oe
ph
ram
alm
arm
irm
ep
ha
pte
Fig. 11.
oe
oe,
ram
ph
Fig. 7.
ks,,
Fig. 13.
bl
de
bs
mdv
dst
dc
krd,
vs
Fig. 6.
sp
vs
ks,
m
ks,,
de
dp
Fig. 12.
H
ep
m
d
kst
dst
dst
te
Fig. 14.
H
m
dbs
kst
schld
schld
p
ut
ov


Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
n
v
cb
ex
vd
ml
ds
h


Fig 1.
vd
utm
ds
sch
ov
ml
ut
utm,
Fig 2.
Fig 3.
Wilhelm Engelmann


Fig. 4.
ds
utm
ut
Fig. 5.
Fig. 6.
ds
ut
utm
utre
h
utri
mli
Fig. 7
ut
ov



Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

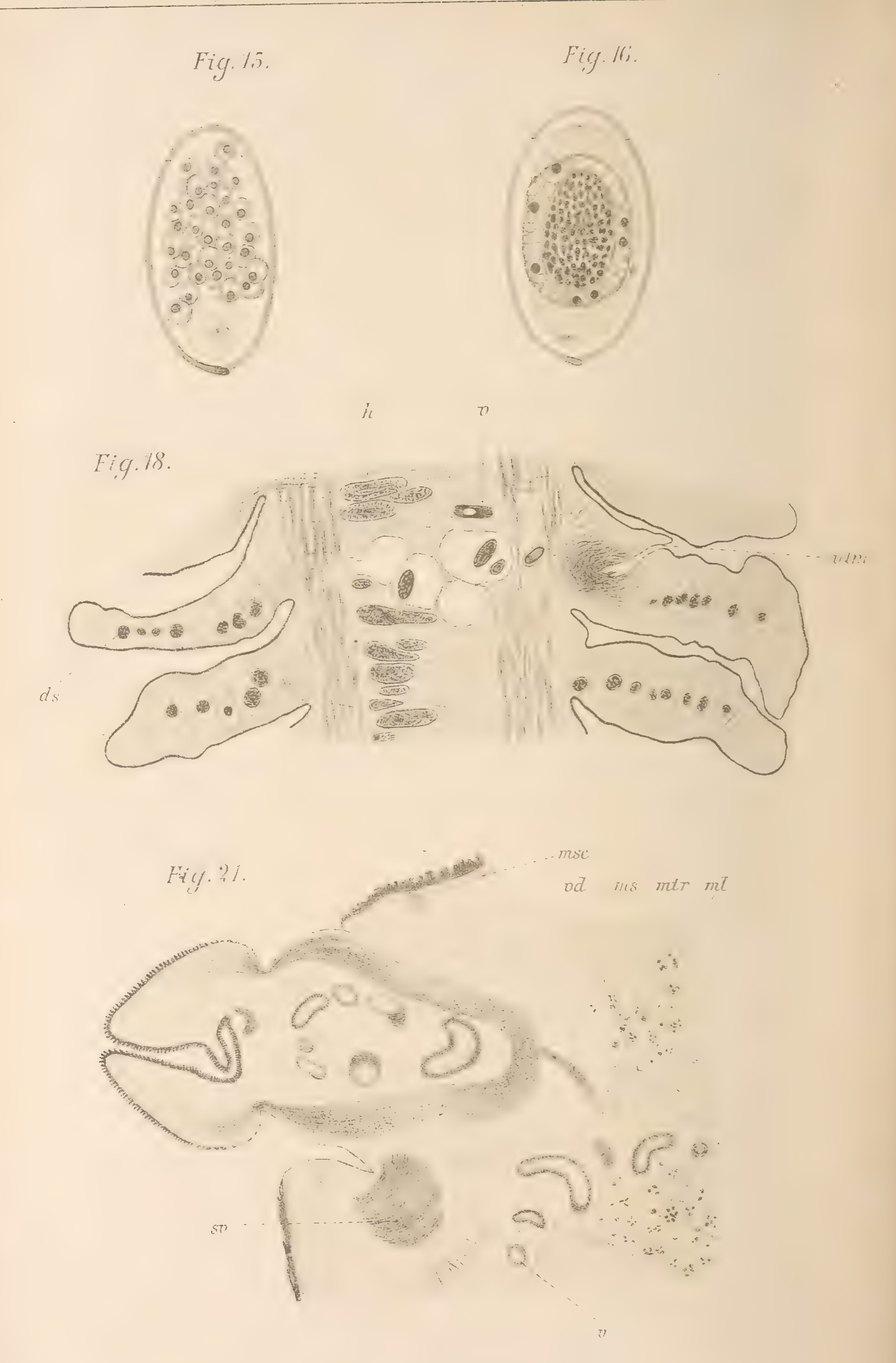
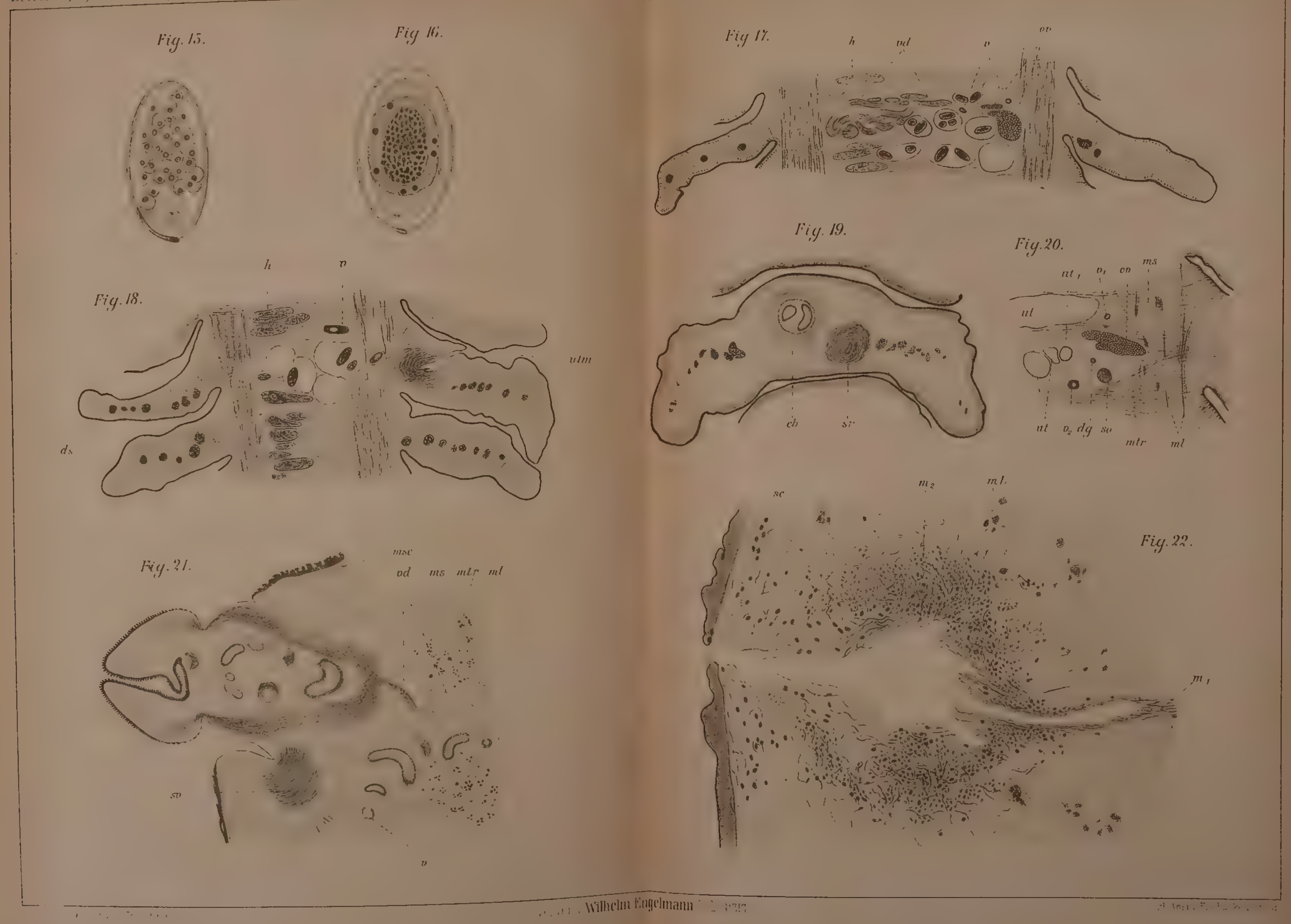


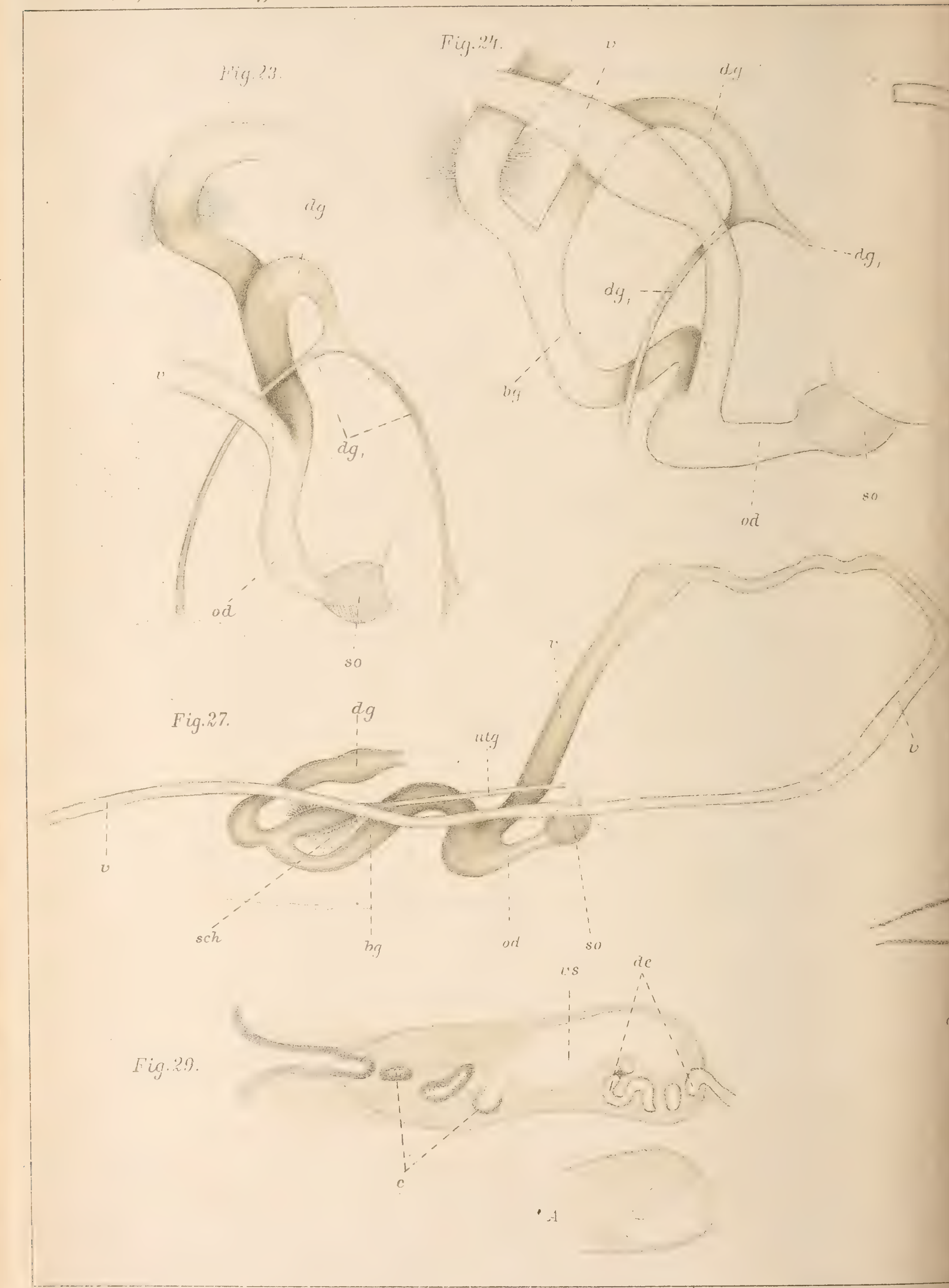
Fig. 15.
Fig. 16.
h
v
Fig. 18.
vlm
ds
Fig. 21.
msc
od
ms
mtr
ml
sv
v

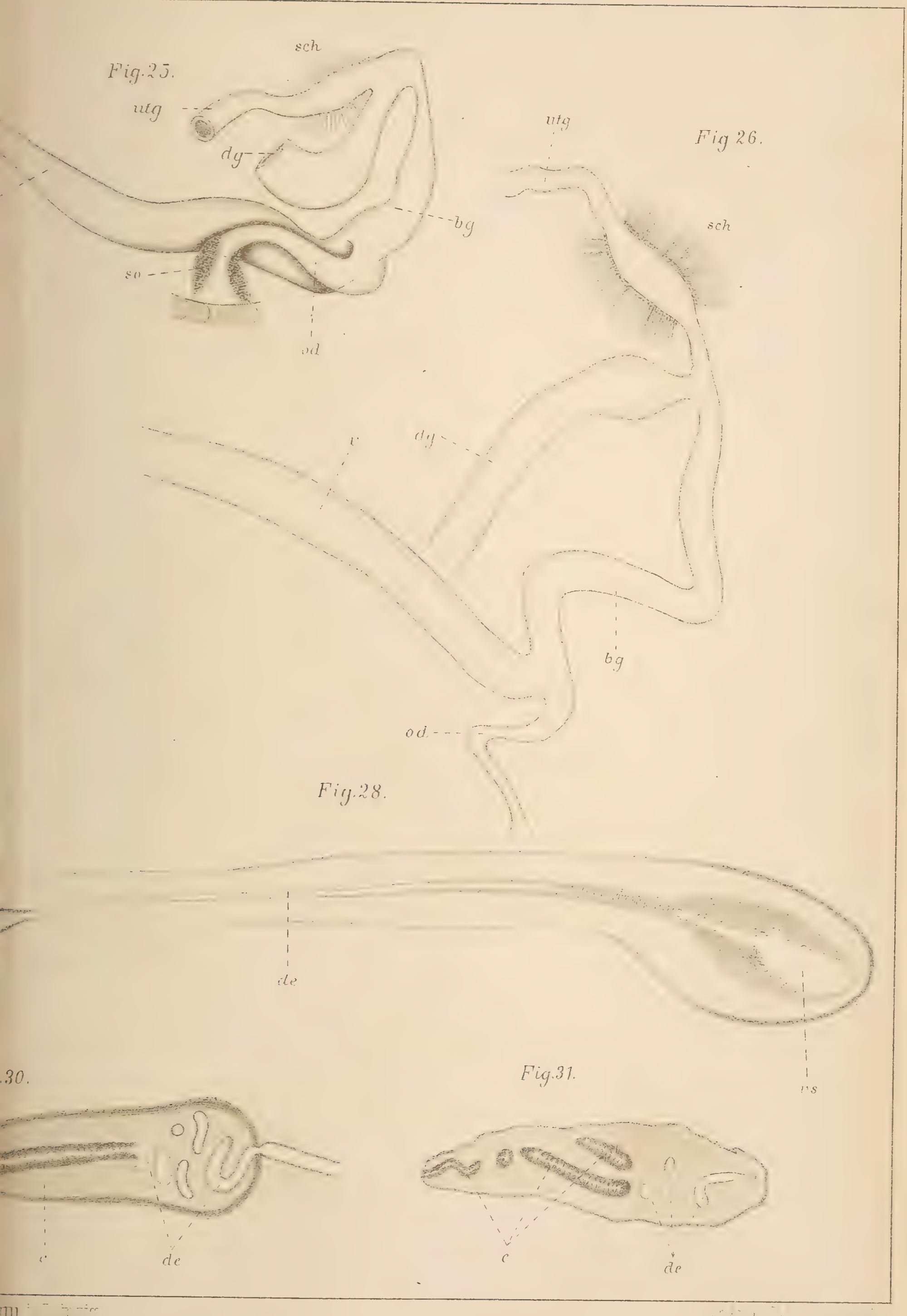


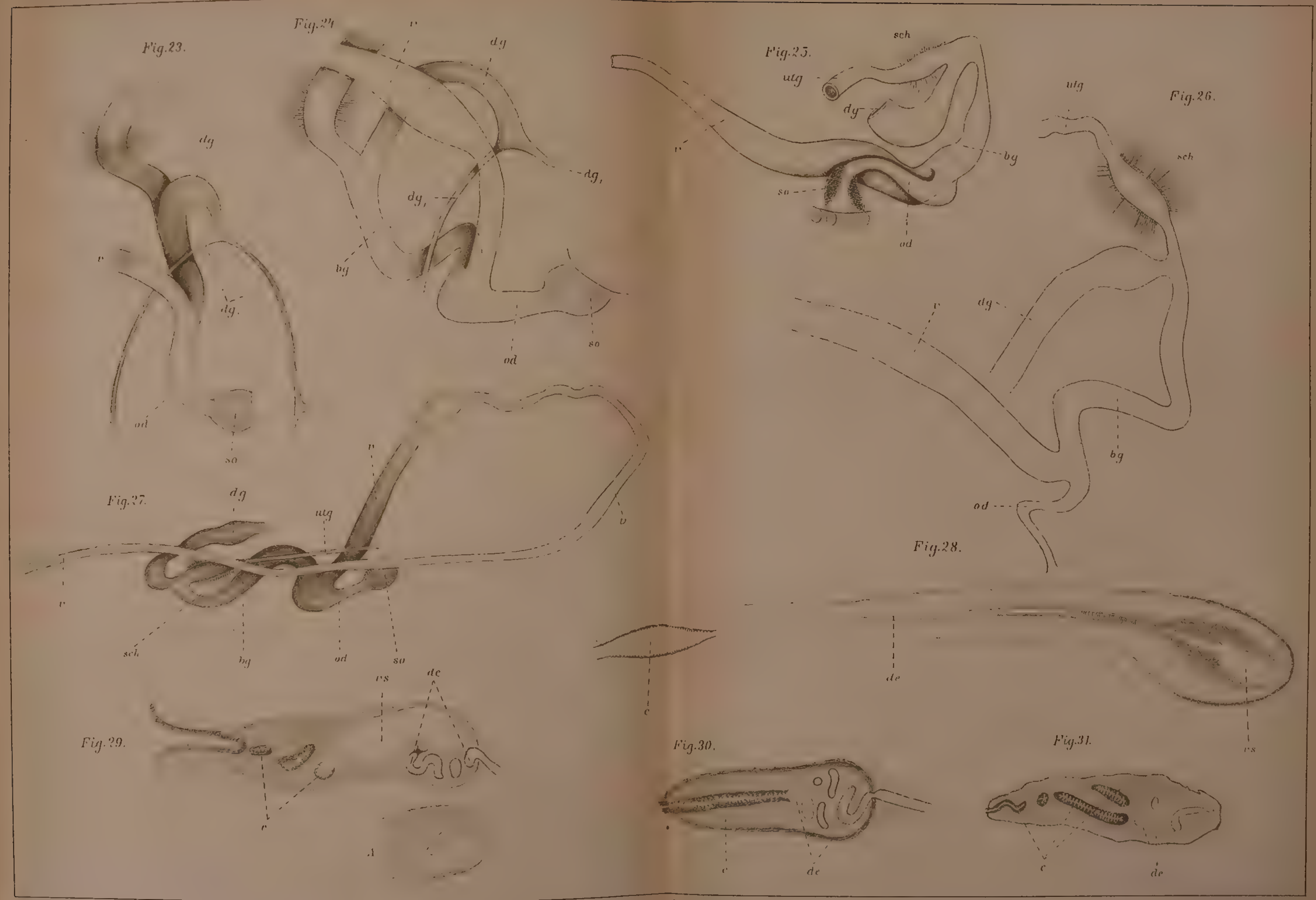
ann in Leipzig
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

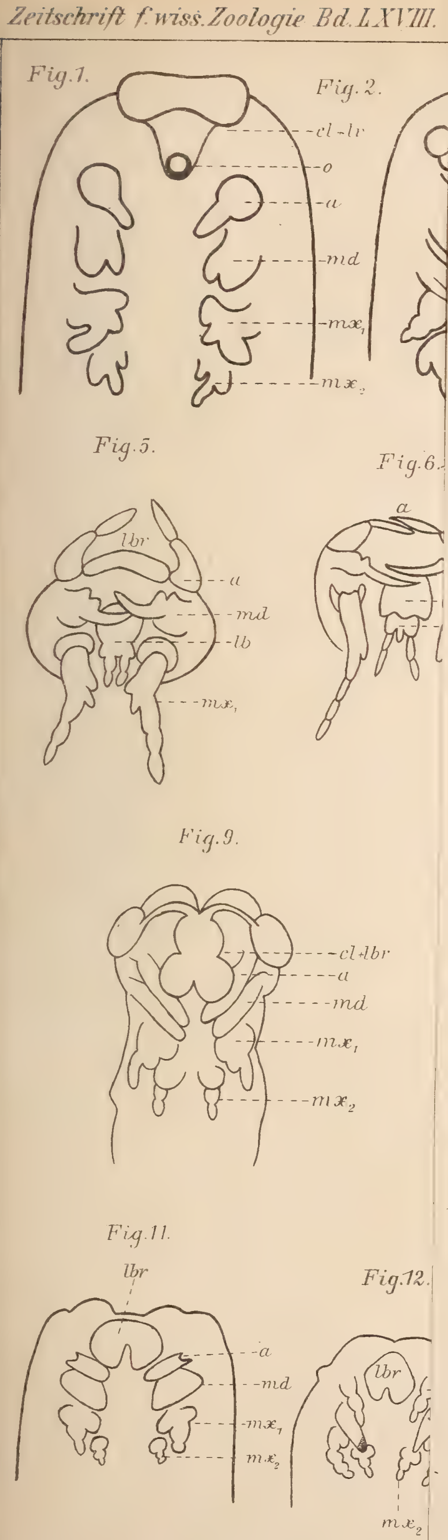


Wilhelm Engelmann


Fig. 23.
dg
v
dg,
od
so
Fig. 24.
v
dg
dg,
dg,
bg
od
so
Fig. 27.
dg
utg
v
v
v
sch
bg
od
so
vs
dc
Fig. 29.
c
A


Fig. 25.
sch
utg
dg
bg
so
od
Fig 26.
utg
sch
dg
v
bg
od.
Fig. 28.
de
vs
.30.
c
de
Fig. 31.
c
de


Fig. 23.
dg
v
dg,
od
so
Fig. 24
v
dg
dg,
dg,
bg
od
so
Fig. 25.
sch
utg
dg
v
bg
so
od
Fig. 26.
utg
sch
v
dg
bg
od
Fig. 27.
dg
utg
v
v
sch
bg
od
so
Fig. 28.
c
de
vs
Fig. 29.
vs
dc
c
Fig. 30.
c
de
Fig. 31.
c
de


Fig. 1.
cl+lr
o
a
md
mx_1
mx_2
Fig. 2.
Fig. 5.
lbr
a
md
lb
mx_1
Fig. 6.
a
Fig. 9.
cl+lbr
a
md
mx_1
mx_2
Fig. 11.
lbr
a
md
mx_1
mx_2
Fig. 12.
lbr
mx_2

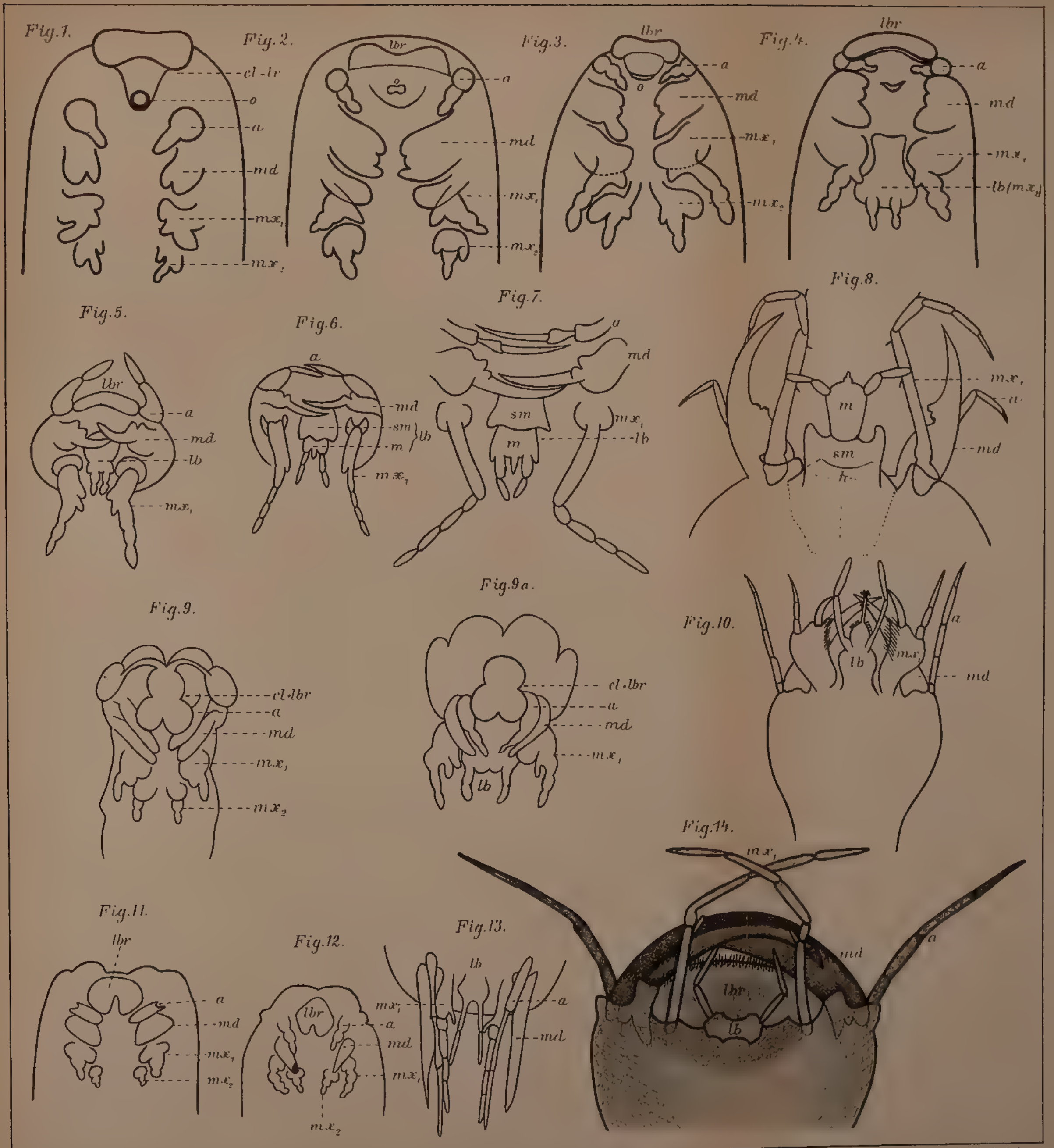

Fig. 1.
cl-lr
o
a
md
mx_1
mx_2
Fig. 2.
lbr
a
md
mx_1
mx_2
Fig. 3.
lbr
a
o
md
mx_1
mx_2
Fig. 4.
lbr
a
md
mx_1
lb (mx_2)
Fig. 5.
lbr
a
md
lb
mx_1
Fig. 6.
a
md
sm
m
lb
mx_1
Fig. 7.
a
md
sm
m
mx_1
lb
Fig. 8.
mx_1
a
m
sm
h
md
Fig. 9.
cl+lbr
a
md
mx_1
mx_2
Fig. 9a.
cl+lbr
a
md
mx_1
lb
Fig. 10.
a
lb
mx_1
md
Fig. 11.
lbr
a
md
mx_1
mx_2
Fig. 12.
lbr
a
md
mx_1
mx_2
Fig. 13.
lb
mx_1
a
md
Fig. 14.
mx_1
md
a
lbr_1
lb

Fig. 15.

dk

am

se

ec

mb

st

Fig. 16.

am

rn

lbr

se

lbr

st

Fig. 19.

ec

mb

hl

dk

Fig. 20.

pr

am

se

mb

ec

pr

mp

hl

am

se

dk

el

dk

Fig. 23.

ep

Fig. 21.

hl

hl

se

ec

pr

nb


Fig. 18.
se
am
mb
pr
dk
am
en
mp
dk
Fig. 25.
mdd
gl
mb
Fig. 24.
gl
ed
ed
ecp
mp
Fig. 22.
ds
hl
am
ec
mb

Fig. 15. Fig. 16. Fig. 17. Fig. 18. Fig. 19. Fig. 20. Fig. 21. Fig. 22. Fig. 23. Fig. 24. Fig. 25.

Wilhelm Engelmann

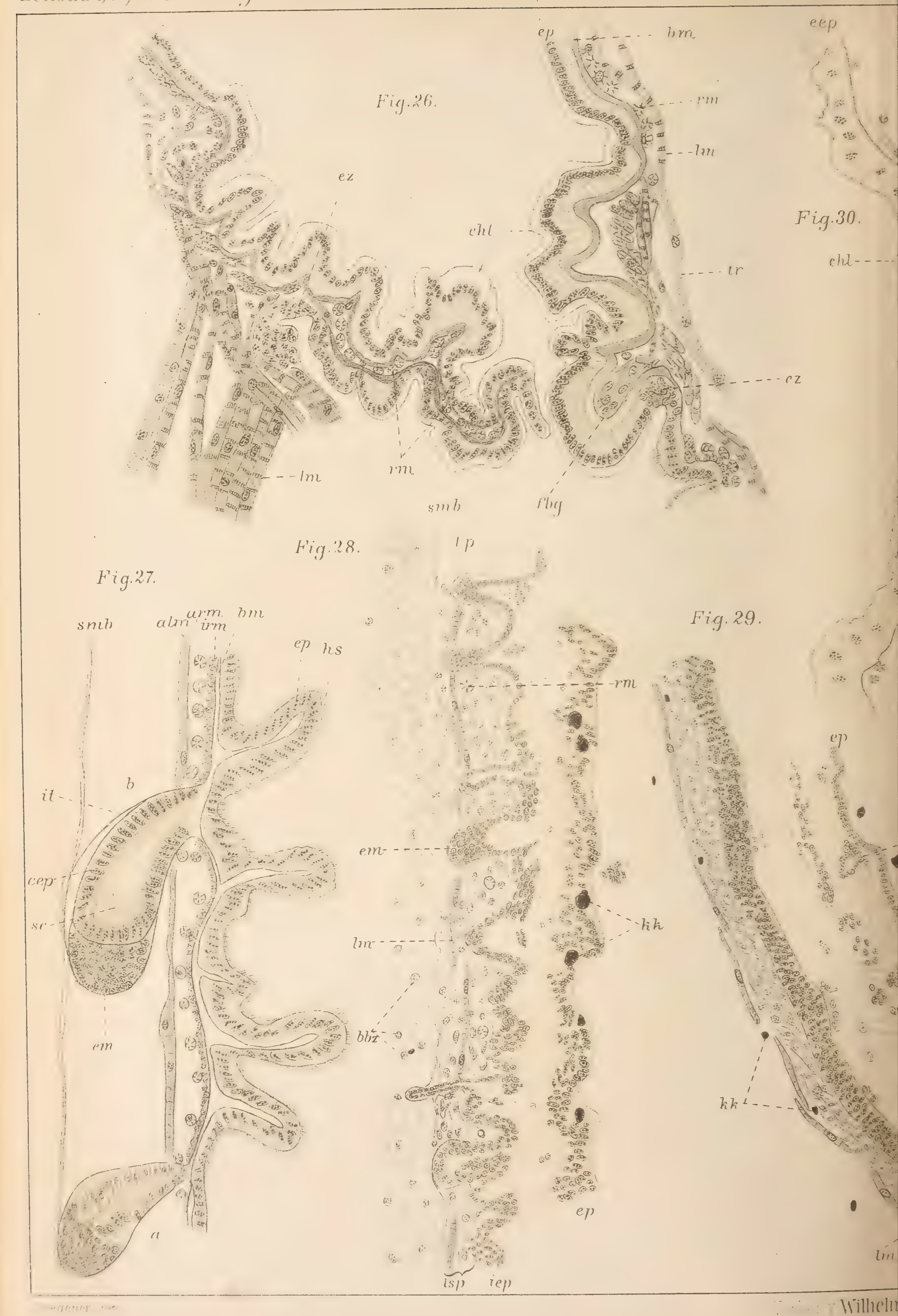
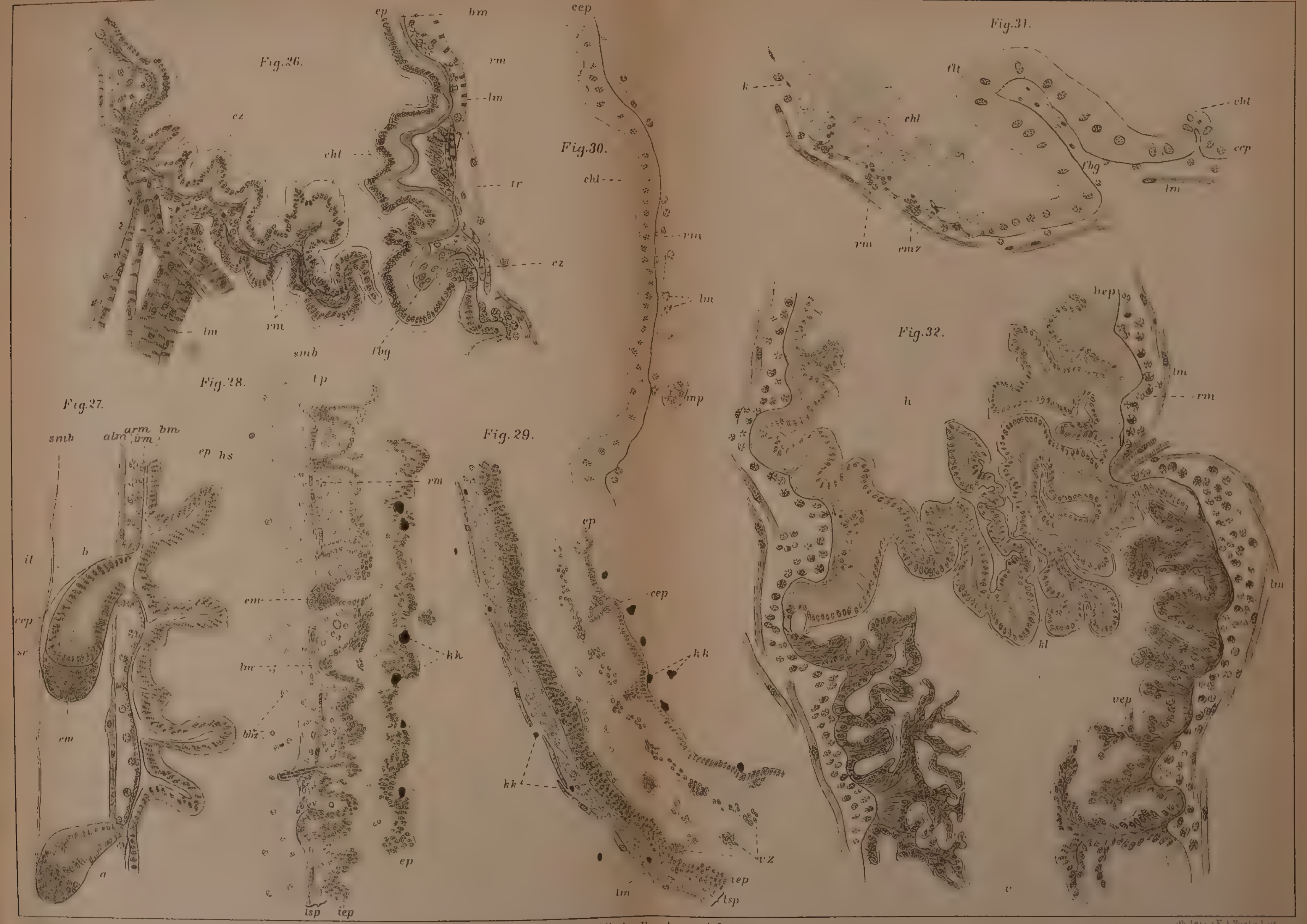
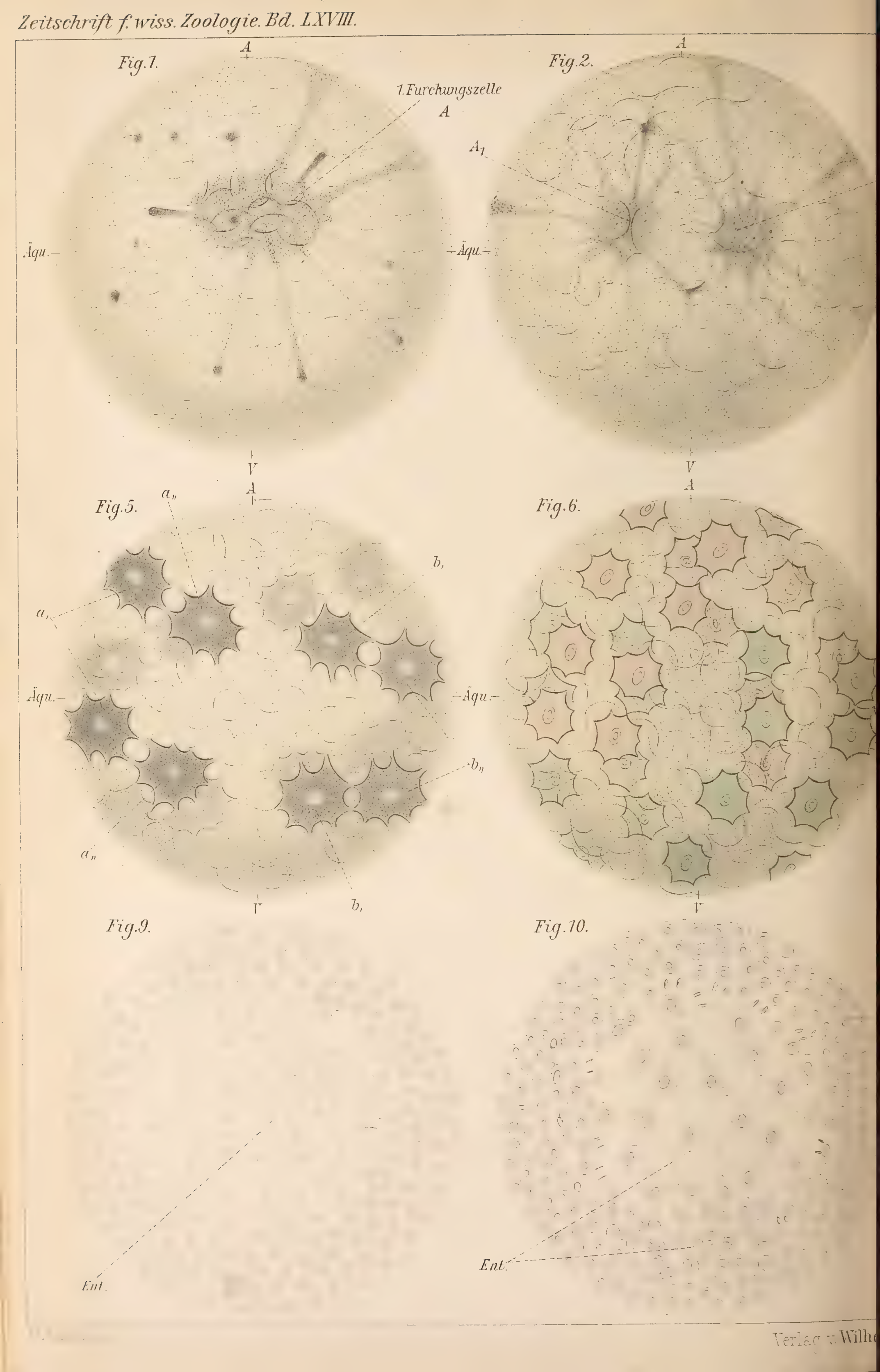

Fig. 26.
ep
bm
rm
lm
ez
chl
tr
cz
rm
lm
smb
fbg
Fig. 30.
eep
chl
Fig. 28.
tp
Fig. 27.
smb
alm
arm
irm
bm
ep
hs
b
it
cep
sc
em
a
rm
em
lm
bbz
kk
ep
isp
iep
Fig. 29.
ep
kk
lm


Fig. 31.
flt
k
chl
chl
cep
fbg
lm
rm
emz
Fig. 32.
hep
h
lm
rm
lm
kl
vep
v
rm
lm
mp
kk
vz
iep
lsp


Fig. 26.
Fig. 27.
Fig. 28.
Fig. 29.
Fig. 30.
Fig. 31.
Fig. 32.



Verlag v. Wilh

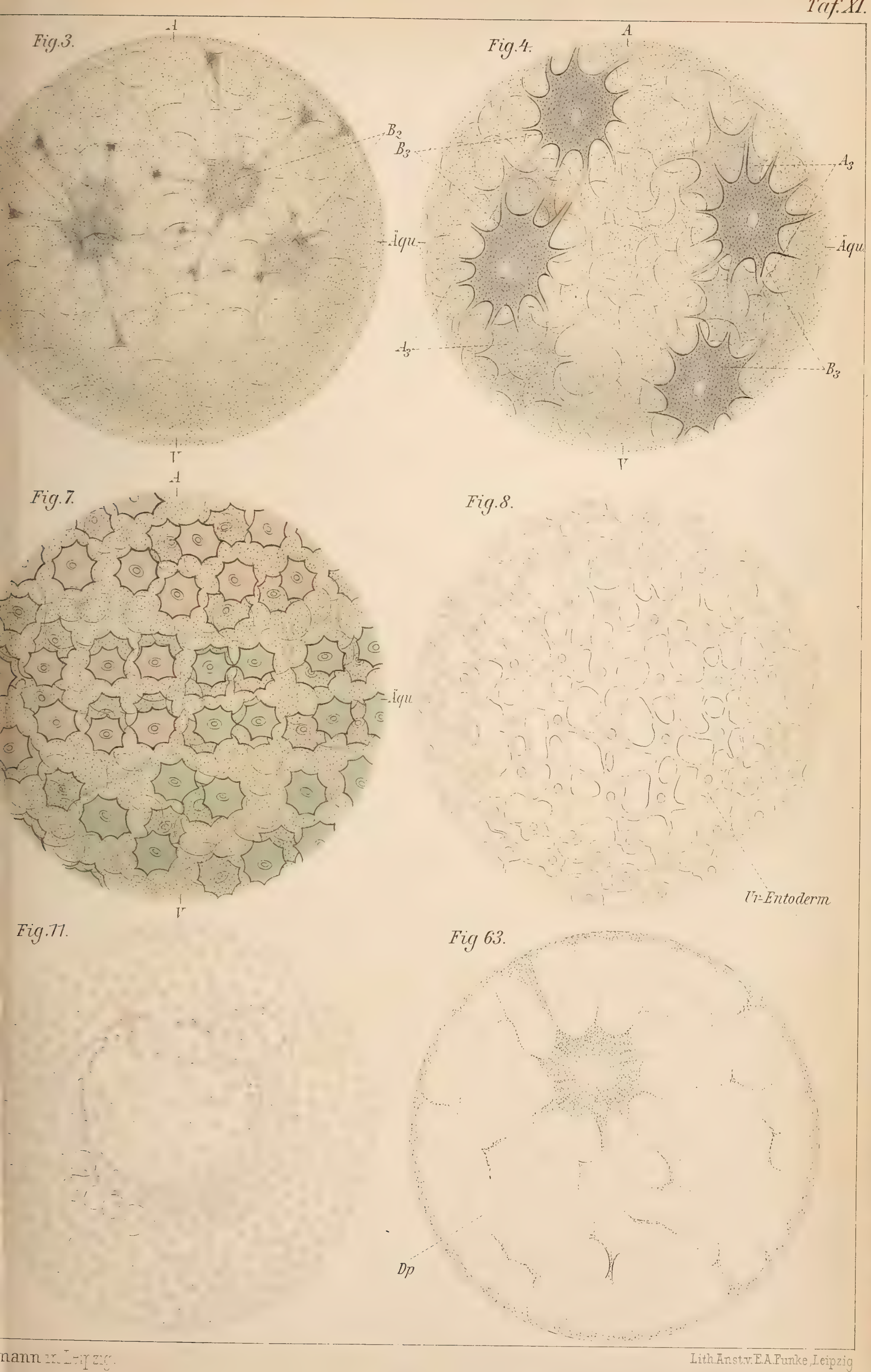

Fig. 3.
A
B2
Äqu
V
Fig. 4.
A
B3
A3
Äqu
A3
B3
V
Fig. 7.
A
Äqu
V
Fig. 8.
Ur-Entoderm
Fig. 11.
Fig 63.
Dp


Fig. 1
1. Furchungszelle
A
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Äqu
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig 7.
Fig. 8.
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 11
Fig 63
Ent

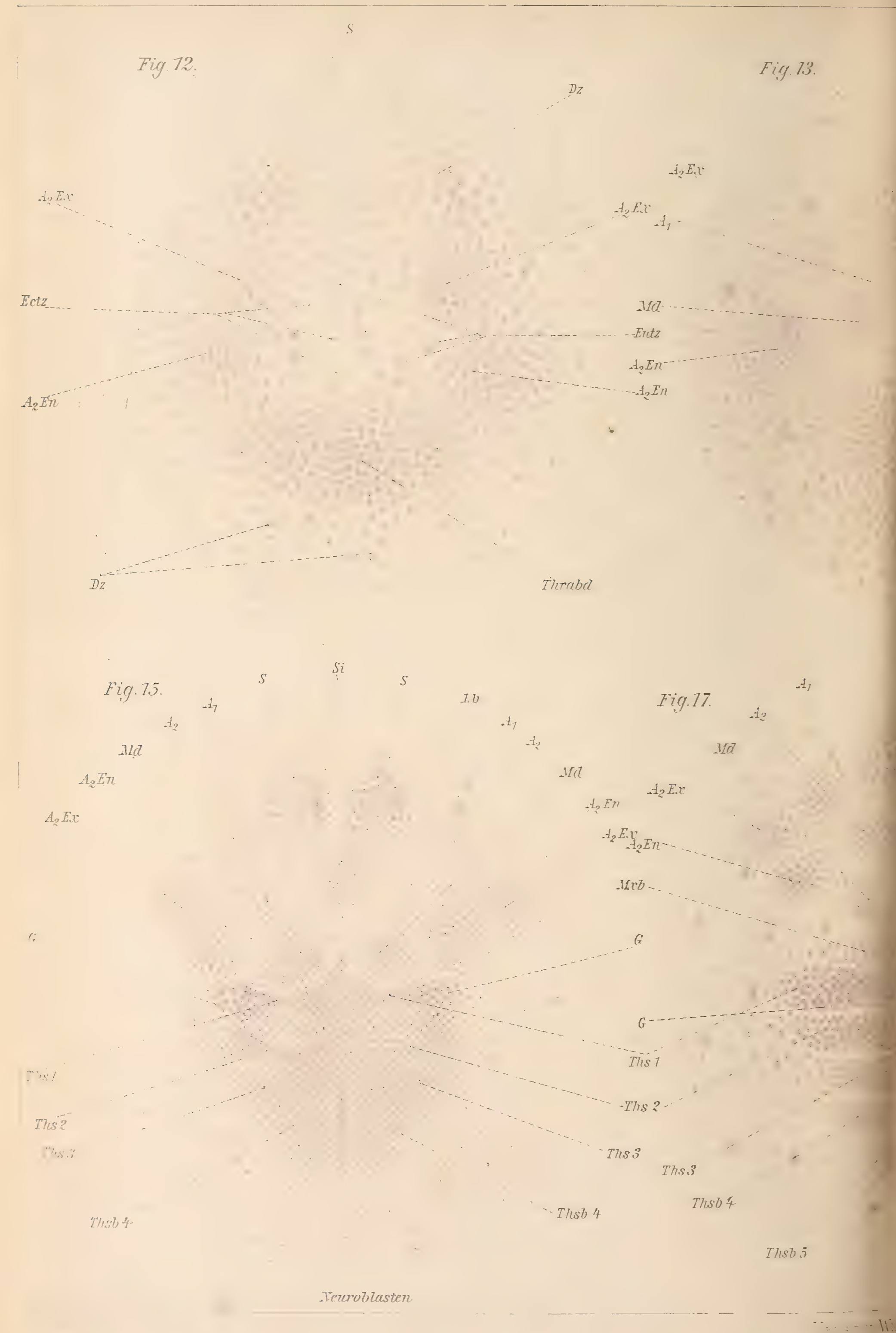
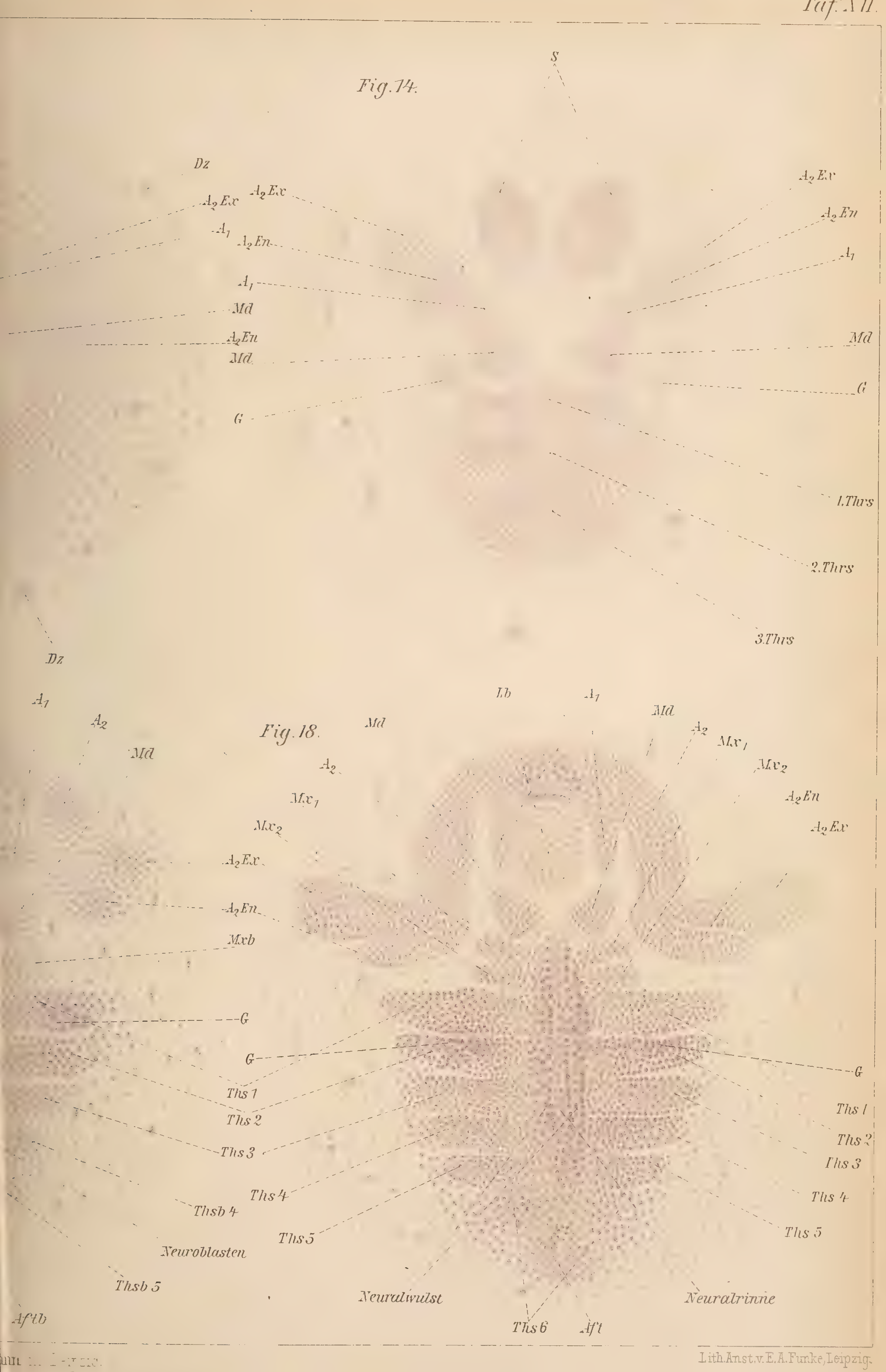
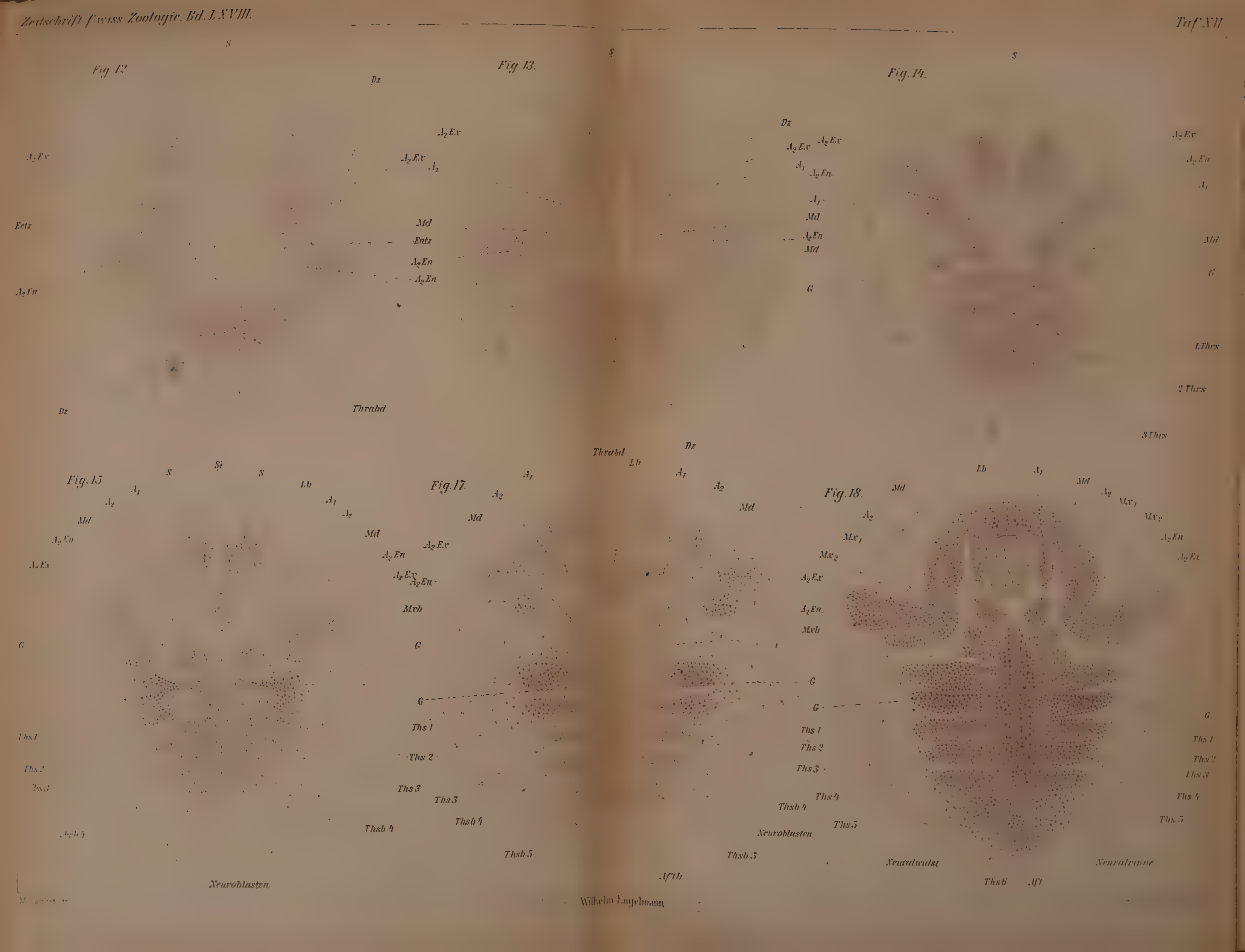


Fig. 12.
Fig. 13.
S
Dz
A_2Ex
A_2Ex
A_2Ex
A_1
Ectz
Md
Ectz
A_2En
A_2En
A_2En
Dz
Thrabd
Fig. 15.
Fig. 17.
S
Si
S
Lb
A_1
A_2
Md
A_2En
A_2Ex
A_1
A_2
Md
A_2En
A_2Ex
A_2En
A_1
A_2
Md
A_2Ex
Mrb
G
G
Ths 1
Ths 2
Ths 3
Ths 3
Ths 2
Thsb 4
Thsb 4
Thsb 4
Thsb 5
Neuroblasten


Fig. 14.
S
Dz
A_2Ex
A_2Ex
A_1
A_2En
A_1
Md
A_2En
Md
G
A_2Ex
A_2En
A_1
Md
G
1. Thrs
2. Thrs
3. Thrs
Dz
Fig. 18.
A_1
A_2
Md
Md
A_2
Mx_1
Mx_2
A_2Ex
A_2En
Mxb
G
G
Ths 1
Ths 2
Ths 3
Ths 4
Thsb 4
Ths 5
Neuroblasten
Thsb 5
Aftb
Neuralwulst
Ths 6
Aft
Neuralrinne
Lb
A_1
Md
A_2
Mx_1
Mx_2
A_2En
A_2Ex
G
Ths 1
Ths 2
Ths 3
Ths 4
Ths 5


Fig. 12.
Fig. 13.
Fig. 14.
Fig. 15.
Fig. 17.
Fig. 18.
Dz
Thrabd
Neuroblasten
Neuralwulst
Neuralrinne
Wilhelm Engelmann

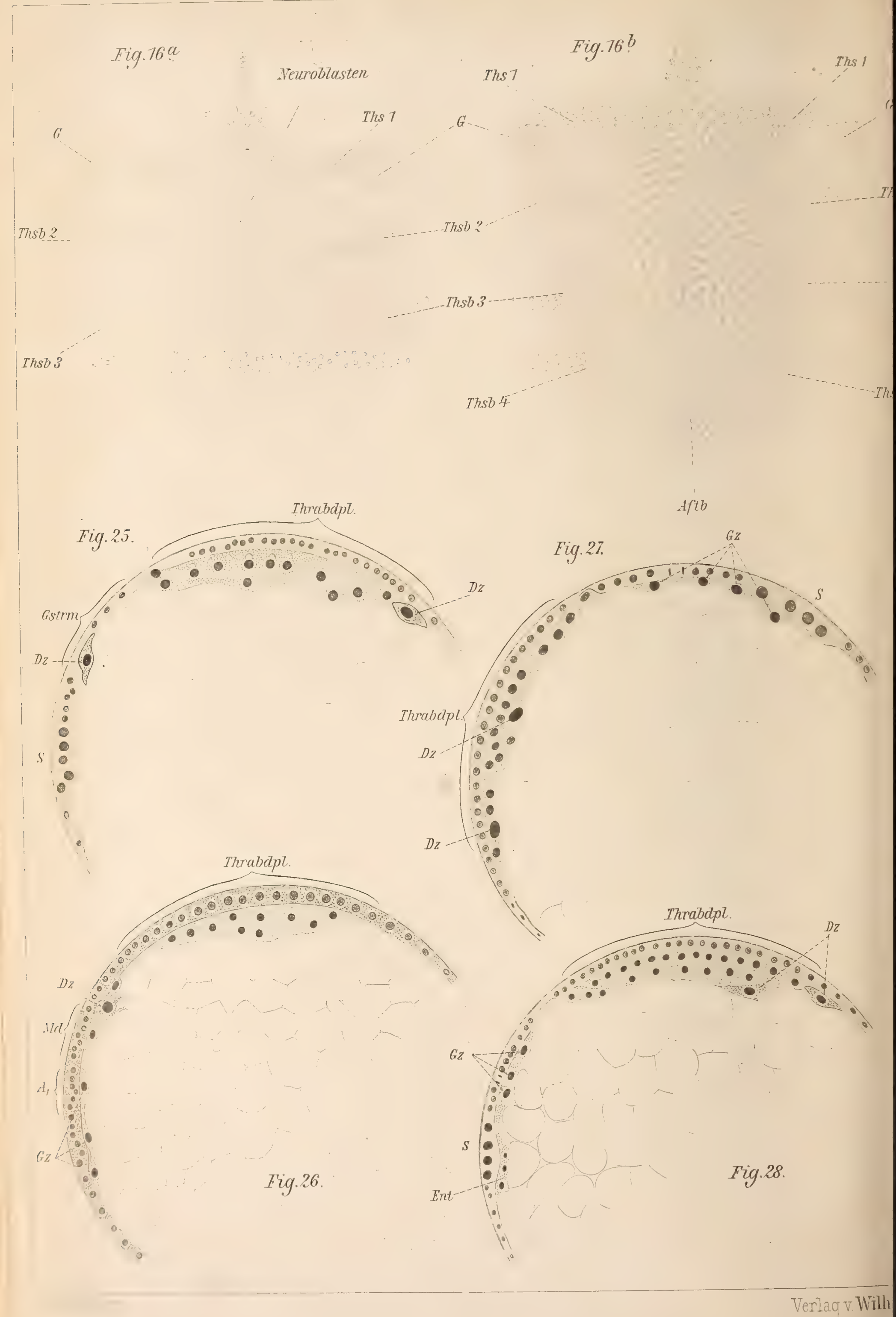

Fig. 16a
Neuroblasten
Ths 1
G
Thsb 2
Thsb 3
Fig. 16b
Ths 1
G
Thsb 2
Thsb 3
Thsb 4
Aftb
Fig. 25.
Thrabdpl.
Gstrm
Dz
S
Fig. 27.
Gz
S
Thrabdpl.
Dz
Thrabdpl.
Md
A1
Gz
Fig. 26.
Thrabdpl.
Dz
Gz
S
Ent
Fig. 28.

Fig. 19. Entz Entz

Fig. 21. Dz Entz Ent

Entz Entz

Fig. 22. Entz Ent

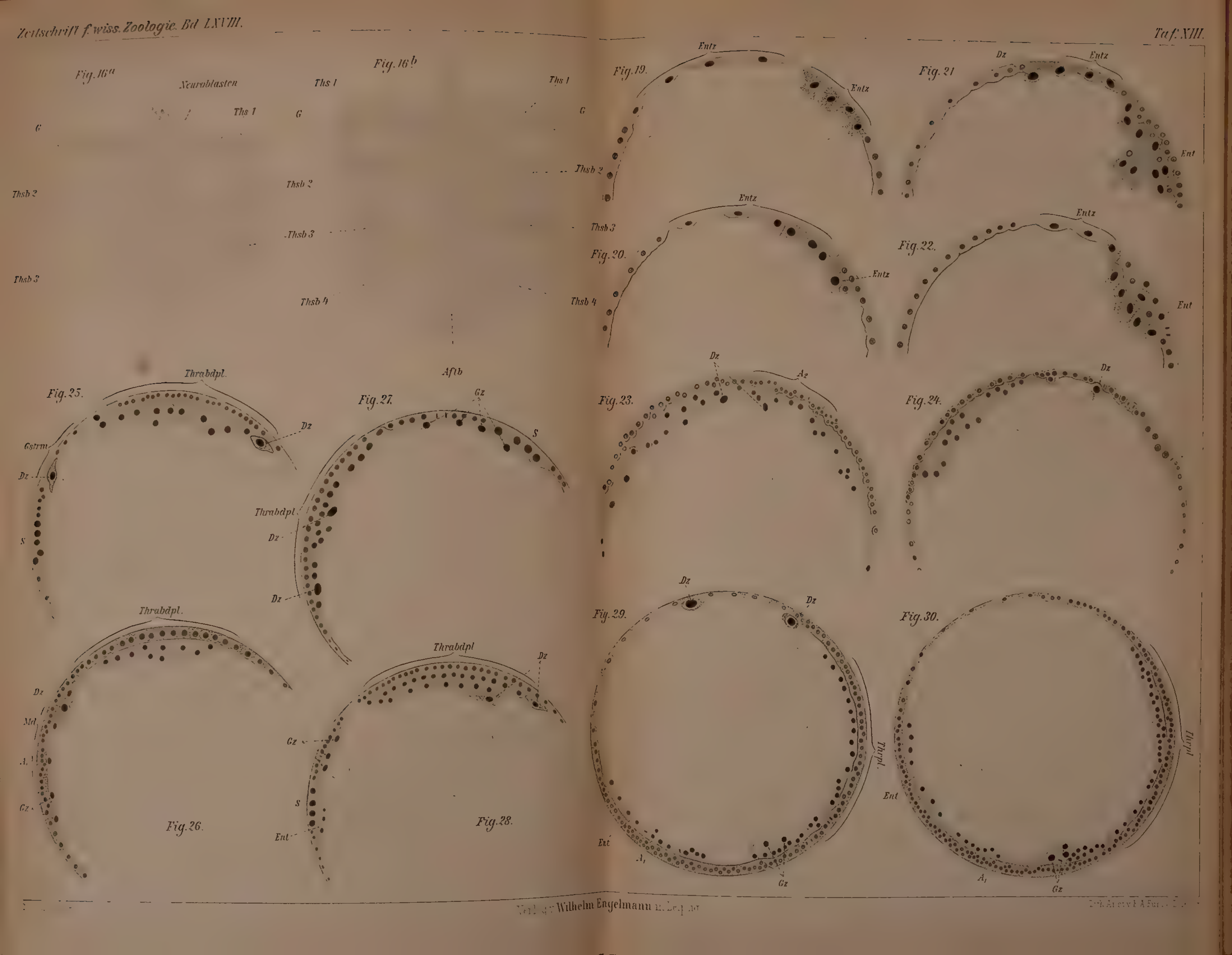
23. Dz A_2

Fig. 24. Dz

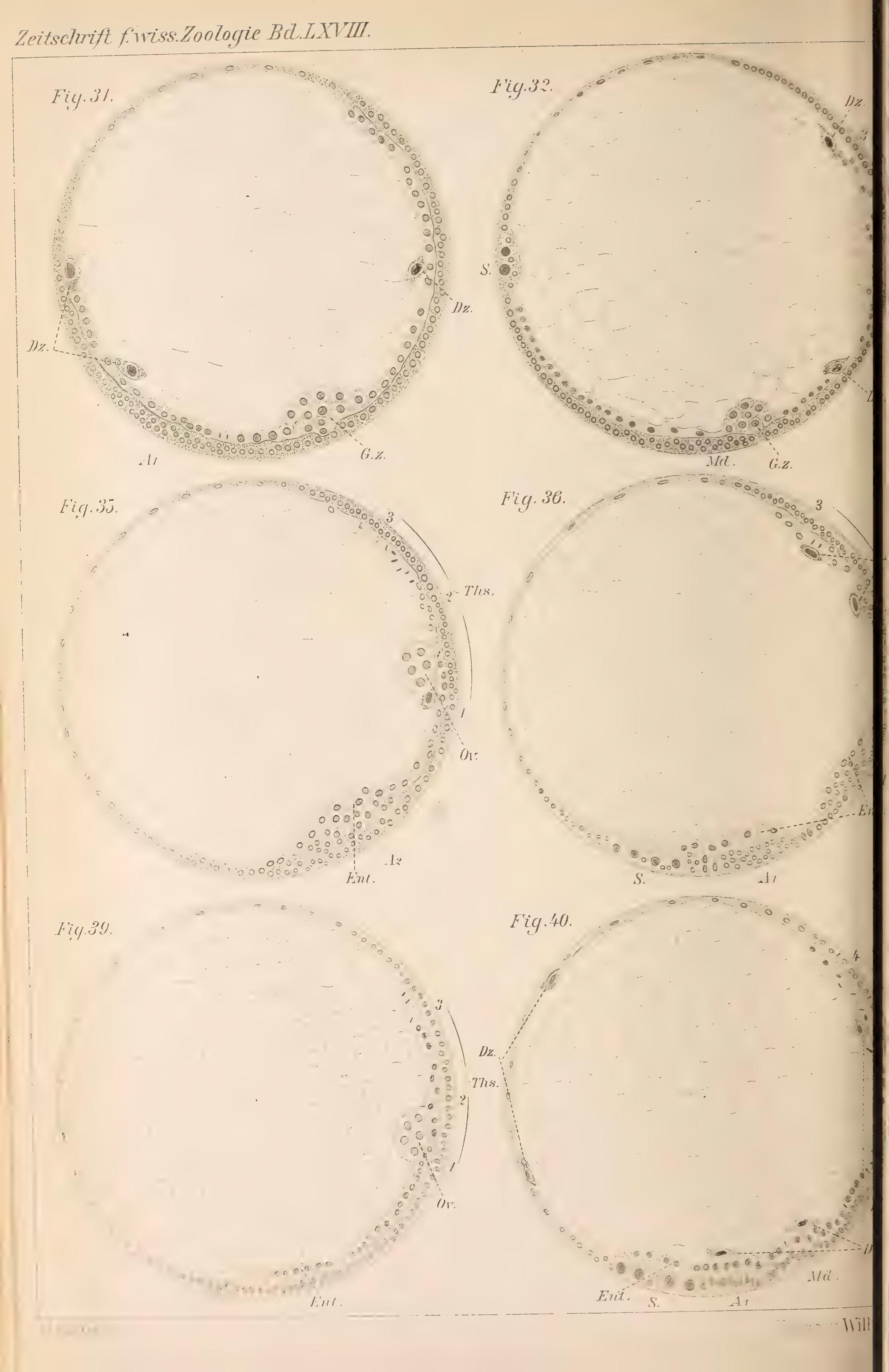
Dz Dz Thrpl. A_1 Gz

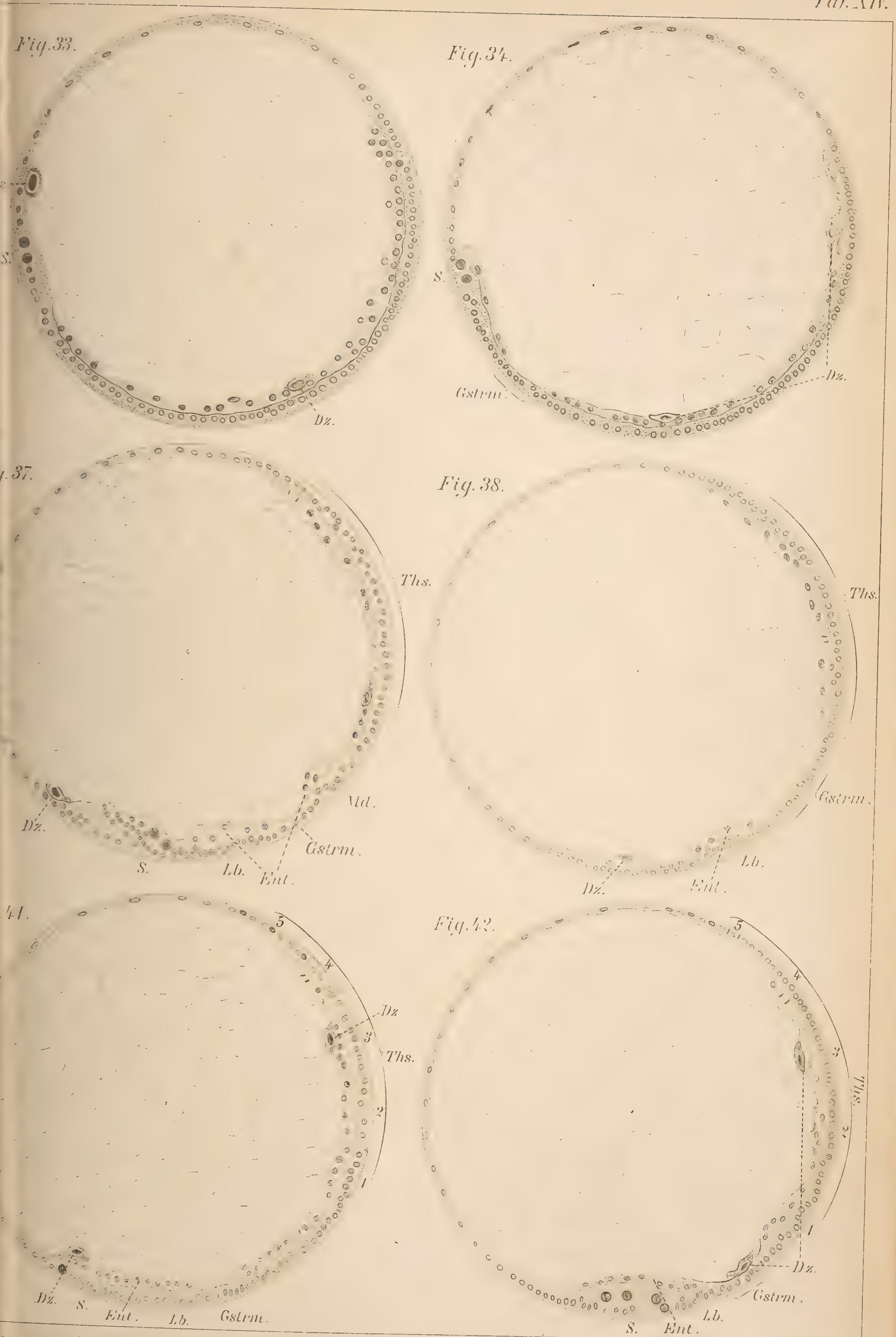
Fig. 30. Ent Thrpl. A_1 Gz

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig


Fig. 31.
Dz.
Dz.
A1
G.z.
Fig. 32.
Dz.
S.
Md.
G.z.
Fig. 35.
3
2
Ths.
1
Ov.
Ent.
A2
Fig. 36.
3
S.
A1
Fig. 39.
3
Ths.
2
1
Ov.
Ent.
Fig. 40.
4
Dz.
Ths.
Md.
Ent.
S.
A1


Fig. 33.
Dz.
S.
Dz.
Fig. 34.
S.
Gstrm.
Dz.
Fig. 37.
Ths.
Md.
Dz.
Gstrm.
S.
Lb.
Ent.
Fig. 38.
Ths.
Gstrm.
Lb.
Dz.
Ent.
Fig. 41.
5
4
Dz
3
Ths.
2
1
Dz.
S.
Ent.
Lb.
Gstrm.
Fig. 42.
5
4
3
Ths.
2
1
Dz.
Gstrm.
Lb.
S.
Ent.

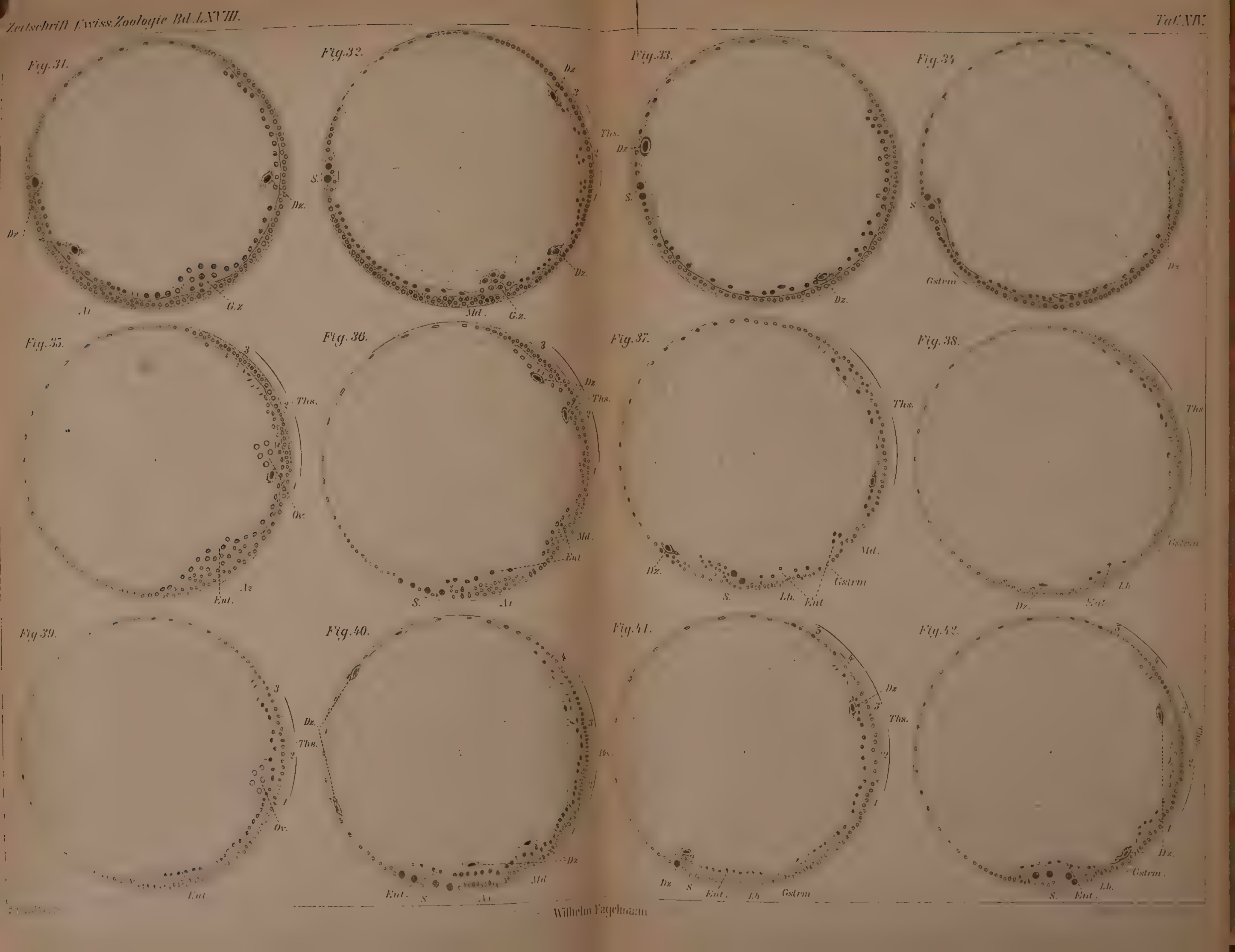
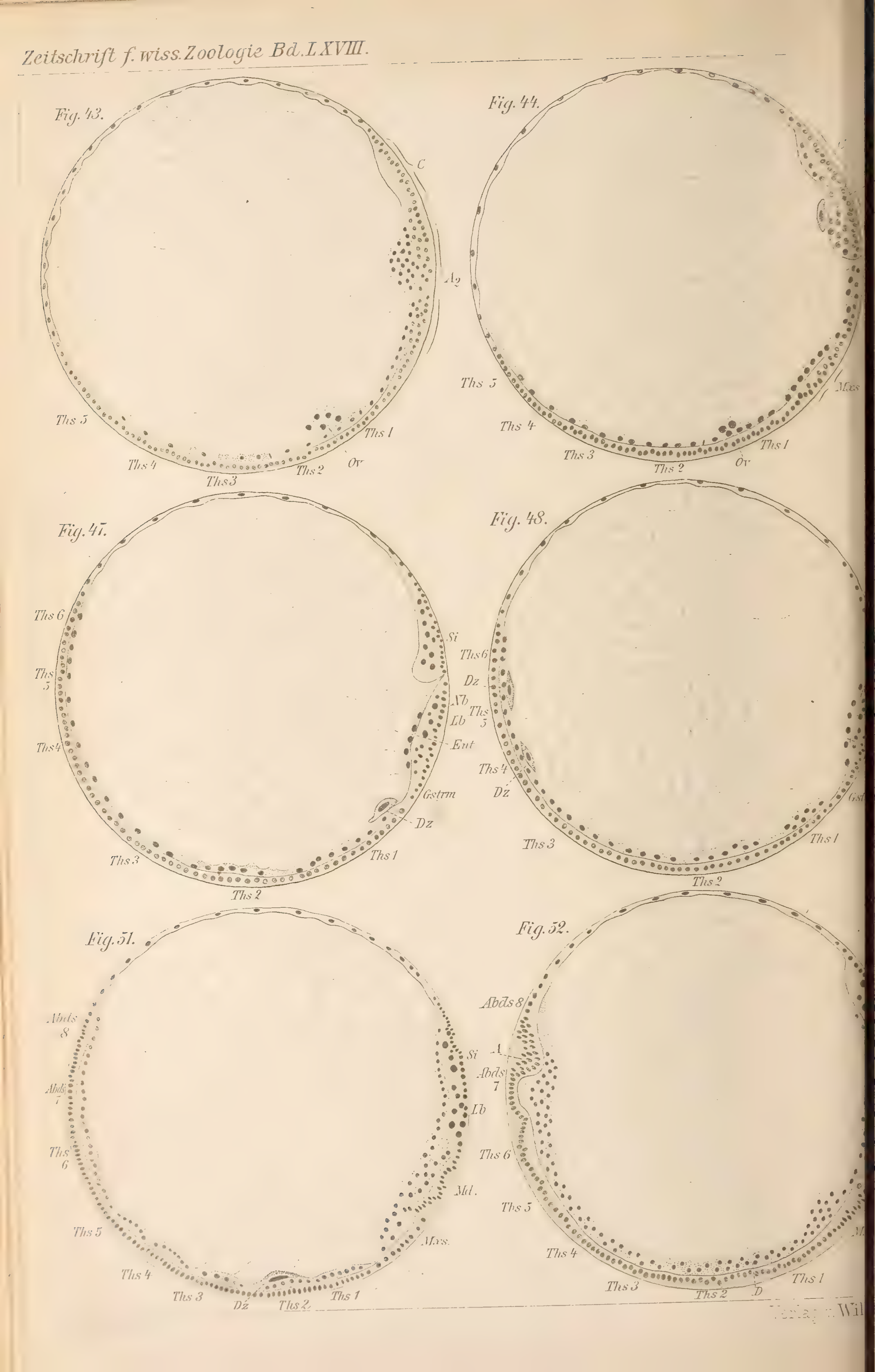


Fig. 31.
Fig. 32.
Fig. 33.
Fig. 34.
Fig. 35.
Fig. 36.
Fig. 37.
Fig. 38.
Fig. 39.
Fig. 40.
Fig. 41.
Fig. 42.
Dz.
G.z.
S.
Md.
Ths.
Gstrm.
Ov.
Ent.
Lb.


Fig. 43.
C
A_2
Ths 5
Ths 4
Ths 3
Ths 2
Ths 1
Ov
Fig. 44.
Ths 5
Ths 4
Ths 3
Ths 2
Ths 1
Ov
Mxs
Fig. 47.
Ths 6
Ths 5
Ths 4
Ths 3
Ths 2
Ths 1
Si
Nb
Lb
Ent
Gstrm
Dz
Fig. 48.
Ths 6
Dz
Ths 5
Ths 4
Dz
Ths 3
Ths 2
Ths 1
Fig. 51.
Abds 8
Abds 7
Ths 6
Ths 5
Ths 4
Ths 3
Dz
Ths 2
Ths 1
Si
Lb
Md.
Mxs.
Fig. 52.
Abds 8
A
Abds 7
Ths 6
Ths 5
Ths 4
Ths 3
Ths 2
D
Ths 1

g. 45.

S

A, Ths 5

4

Mes

Ths 3

Ths 2

Ths 1

Fig. 46.

Ths 6

Si

Nb

Lb

Ent

Ths 4

Md

Gstrm

Ths 3

Ths 2

Ths 1

ig. 49.

Nz

Ent

Lb

Ths 6

Gstrm

Ths 3

Dz

Ths 2

Ths 1

Fig. 50.

S

A,

Ths 5

Ths 4

Ths 3

Ths 2

Ov

Ths 1

. 53.

Dz

Dz

A,, Ex

A,, En

Dz

Fig. 54.

Dz

Dz

A,,

Dz

Dz

Ov

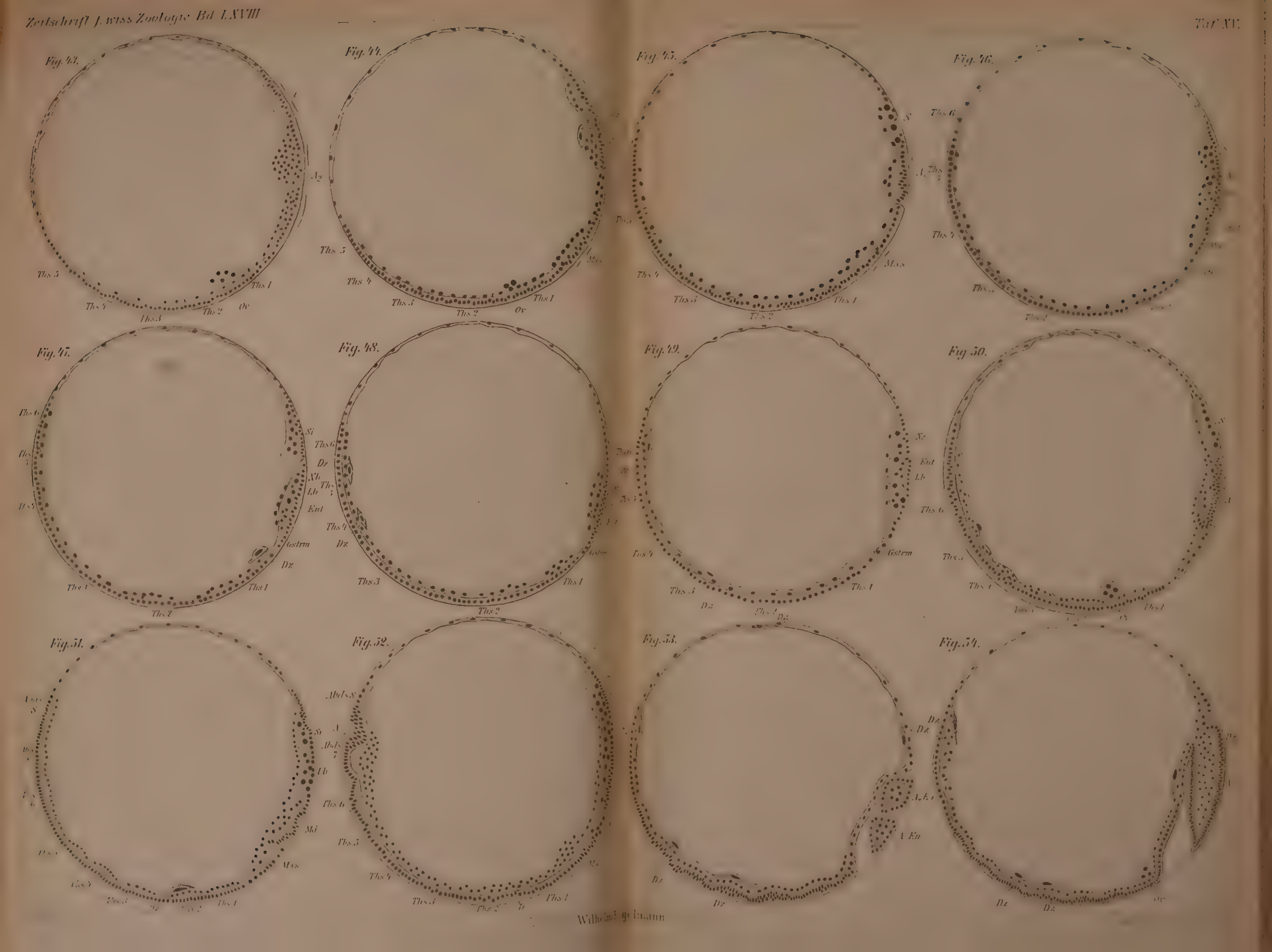

Fig. 43.
Fig. 44.
Fig. 45.
Fig. 46.
Fig. 47.
Fig. 48.
Fig. 49.
Fig. 50.
Fig. 51.
Fig. 52.
Fig. 53.
Fig. 54.

Fig. 55.

A₁ Md 8 7 Ths 6 Ths 5 Ths 4 Ths 3 Ths 2 Ths 1

Fig. 56.

9 8 7 Ths 6 Ths 5 Ths 4 Ths 3

Fig. 58.

A. Ent.

Fig. 59.

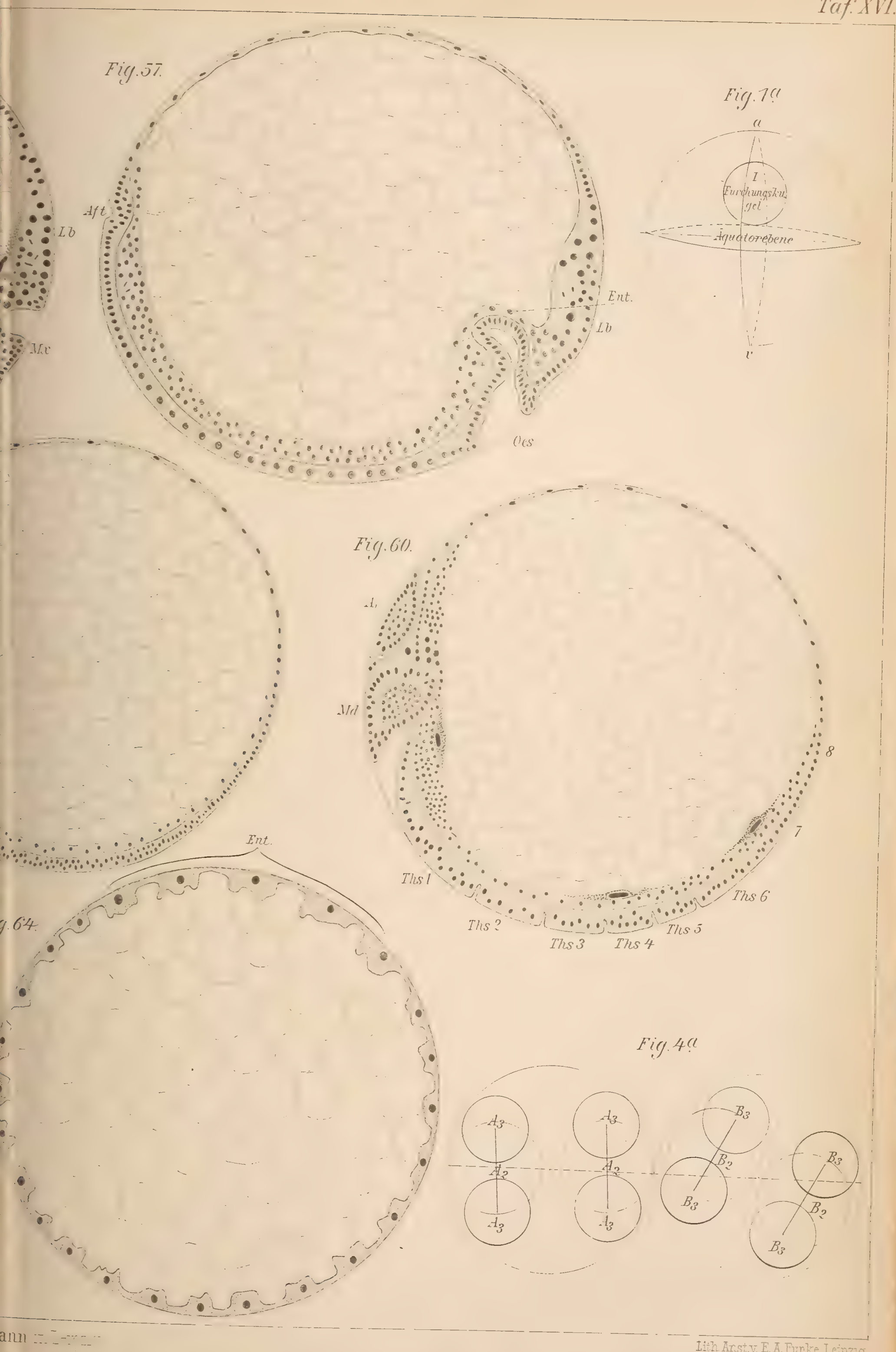
A.

Fig. 61.

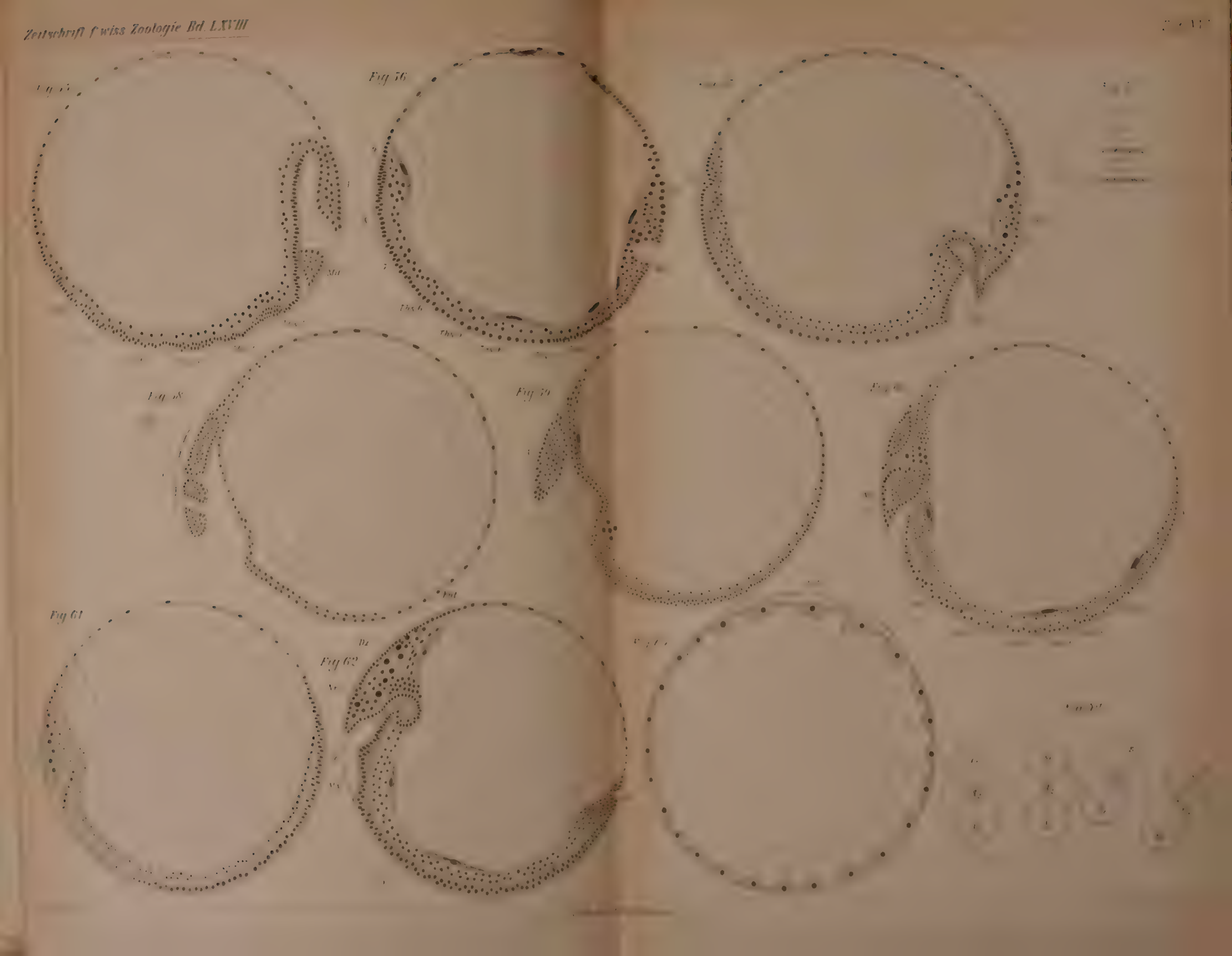
Lb

Fig. 62.

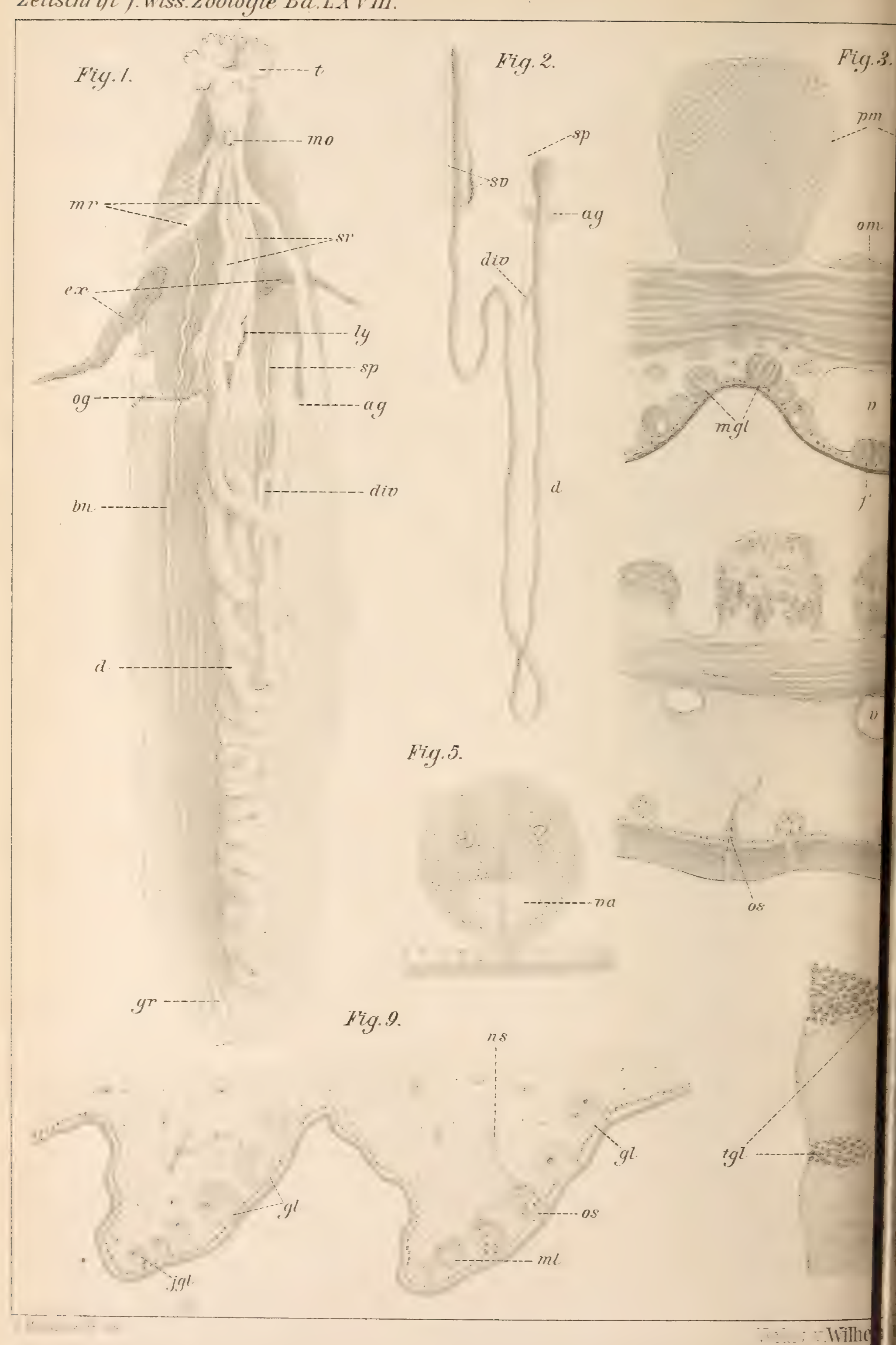
Dz Nr Oe Mx D

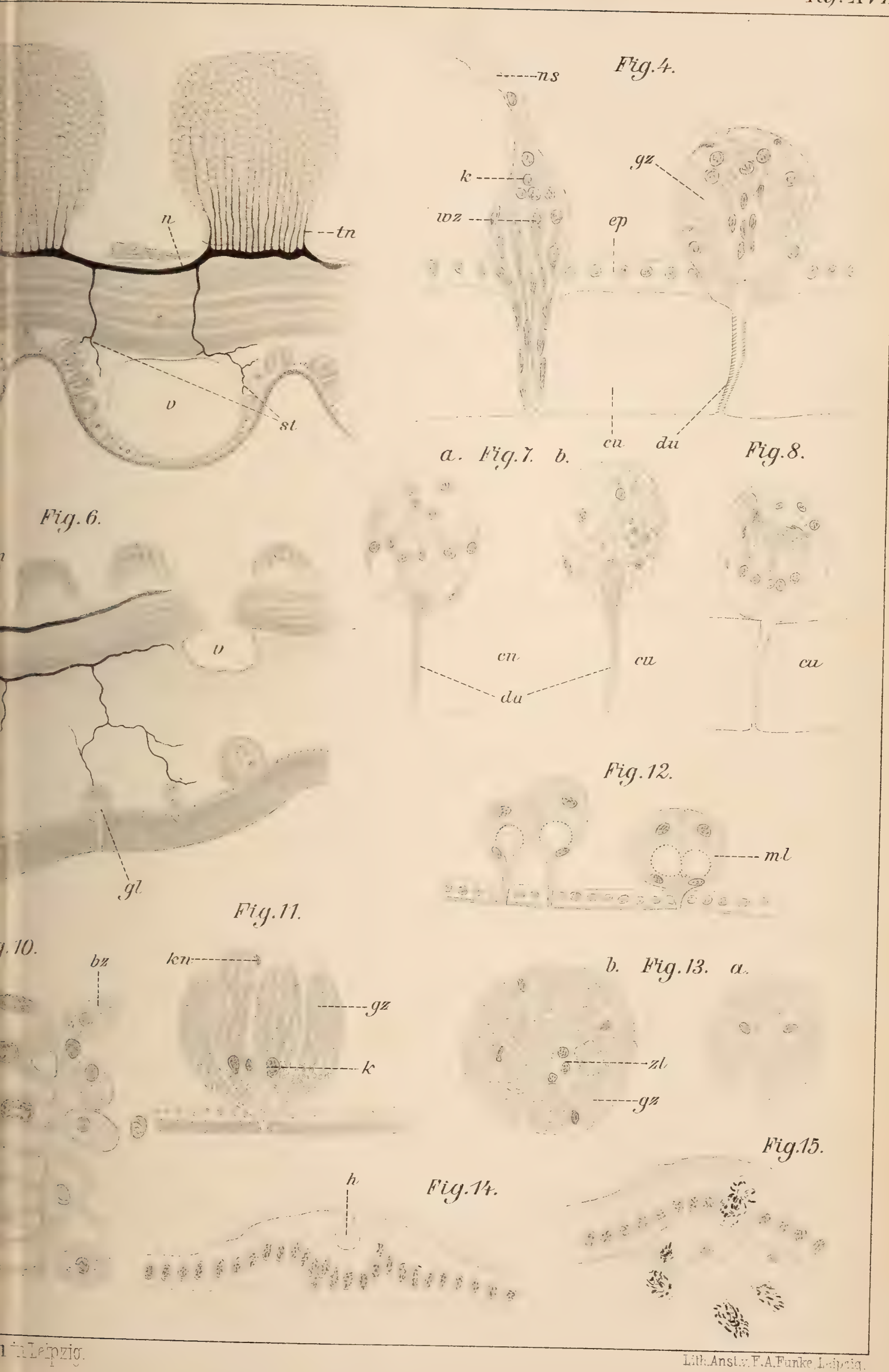


Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



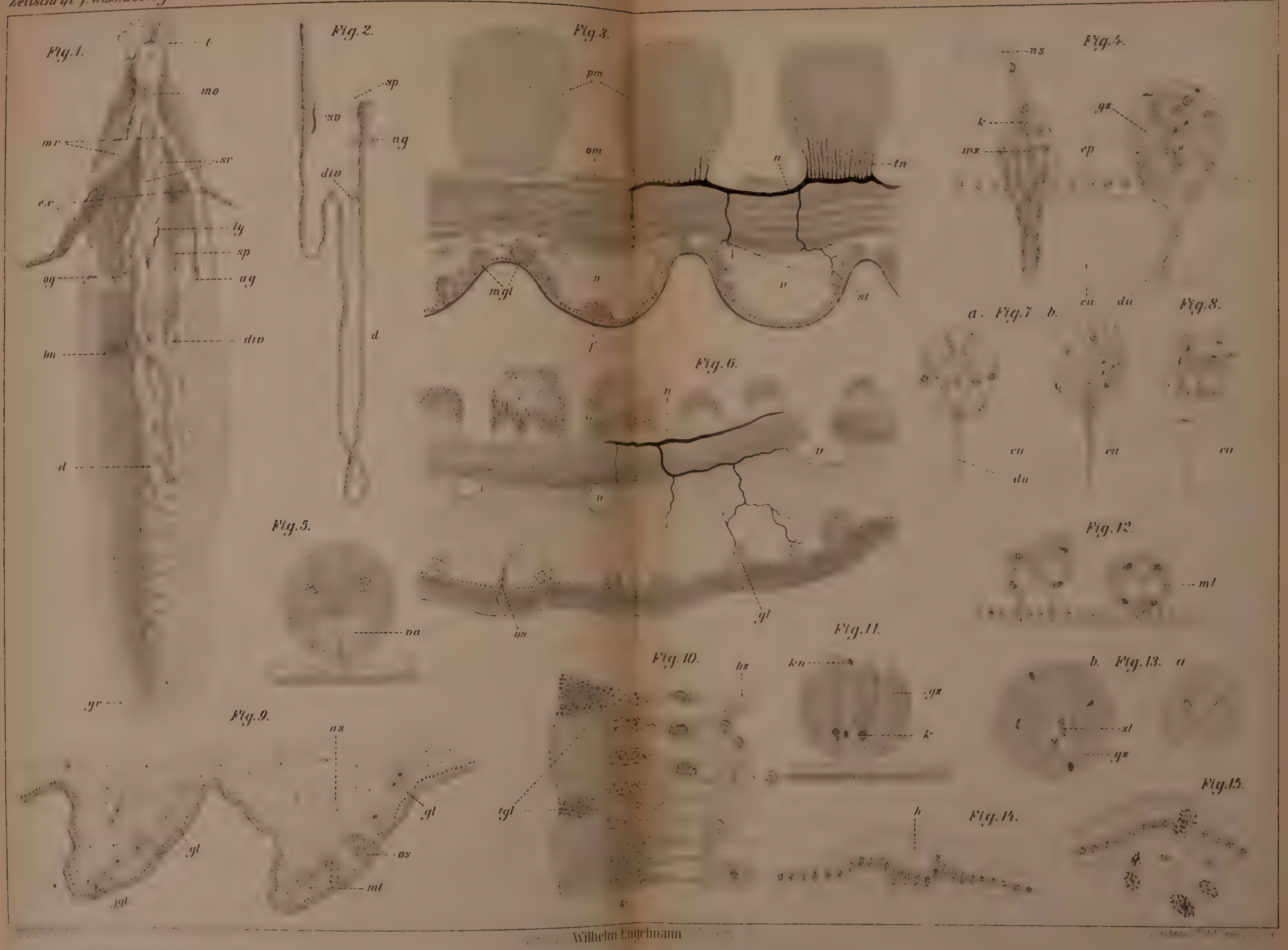
Zeitschrift f. wiss. Zoologie Bd. LXVIII
Fig. 56
Mu
Fig. 58
Fig. 59
Fig. 61
Fig. 62

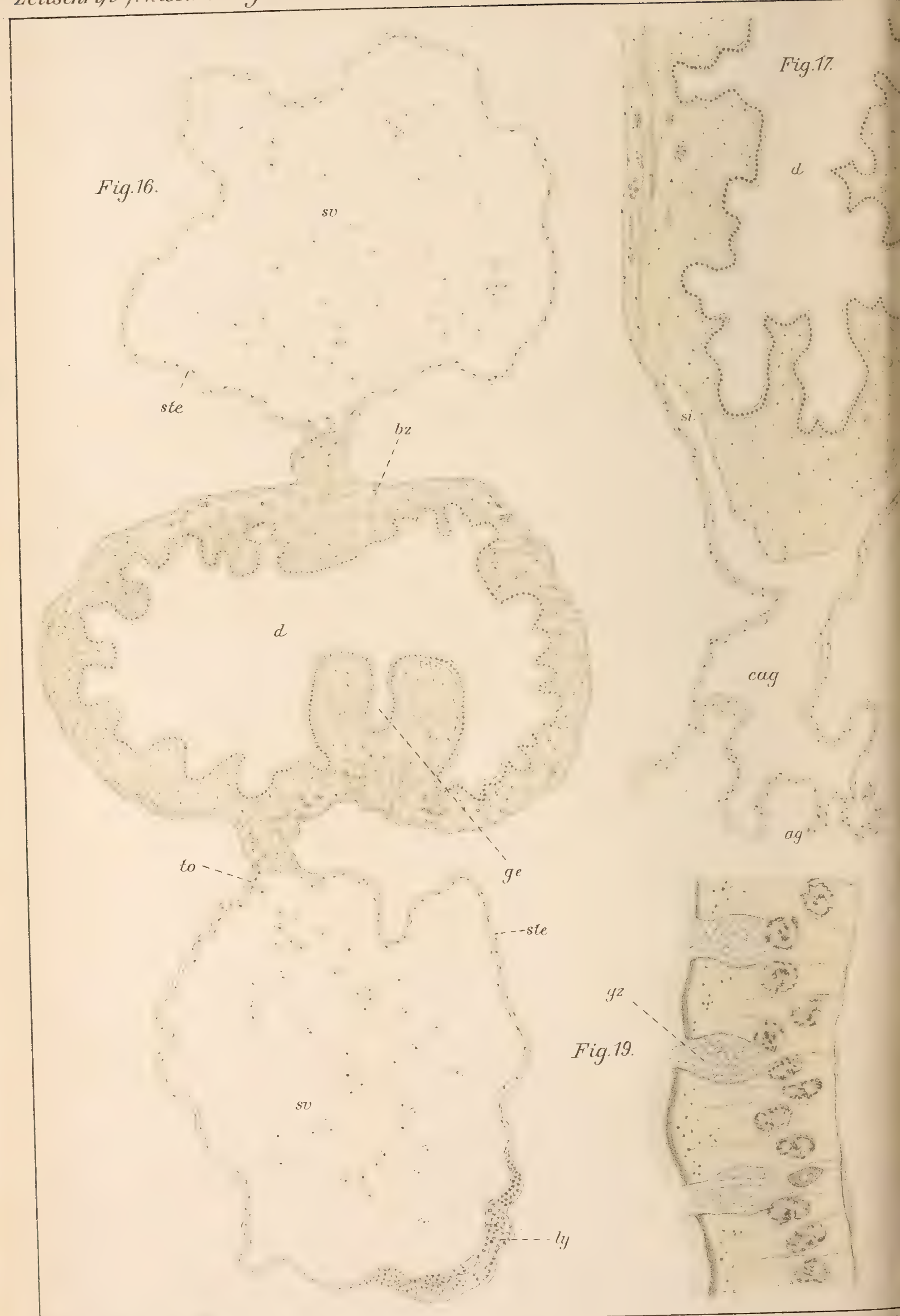

Fig. 1.
t
mo
mr
sr
ex
ly
sp
ag
og
div
bn
d
gr
Fig. 2.
sp
sv
ag
div
d
Fig. 3.
pm
om
v
mgl
f
v
os
Fig. 5.
va
Fig. 9.
ns
gl
gl
os
ml
jgl
tgl

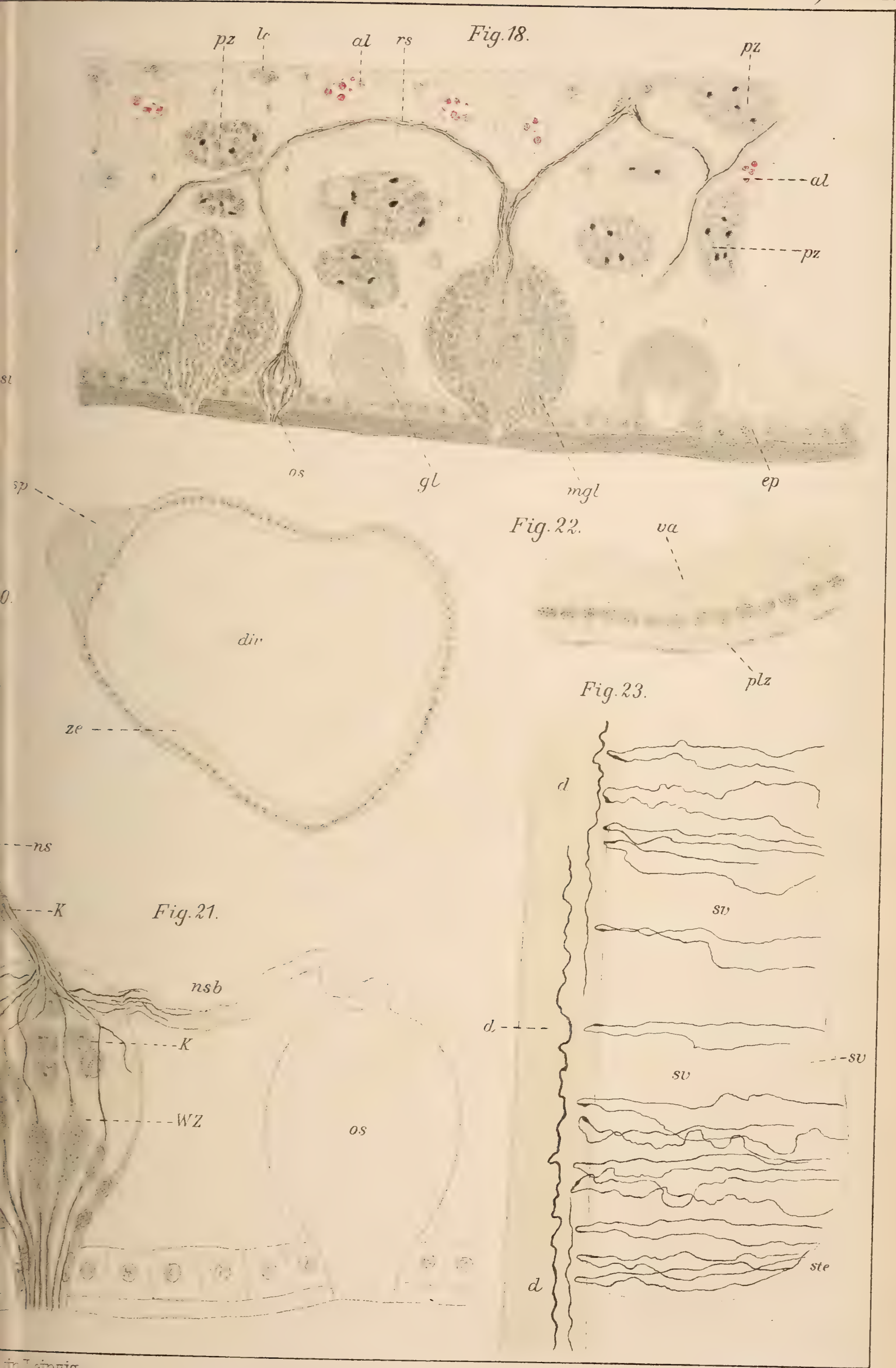


n in Leipzig.

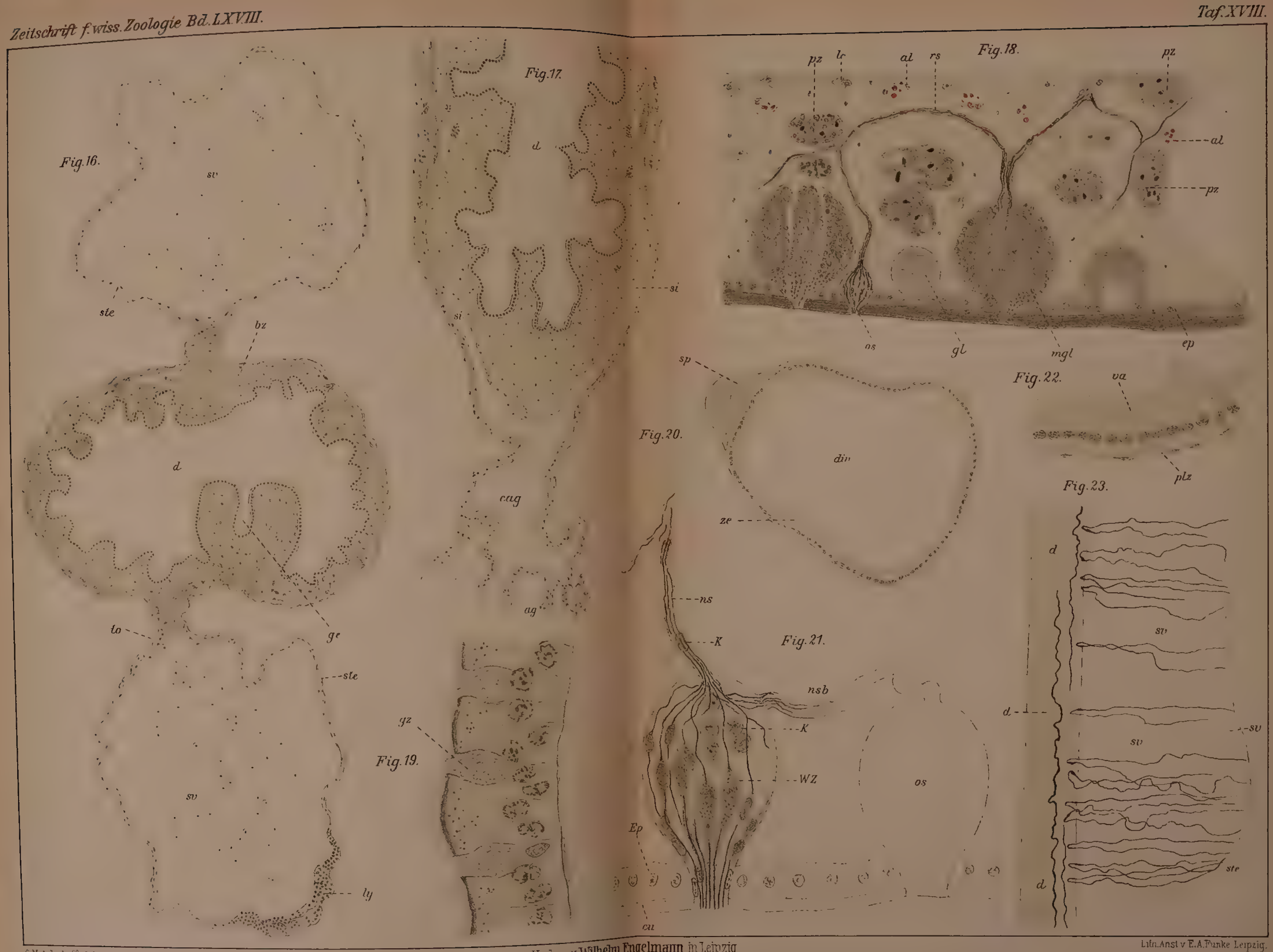
Lith. Anst. v. F. A. Funke, Leipzig.

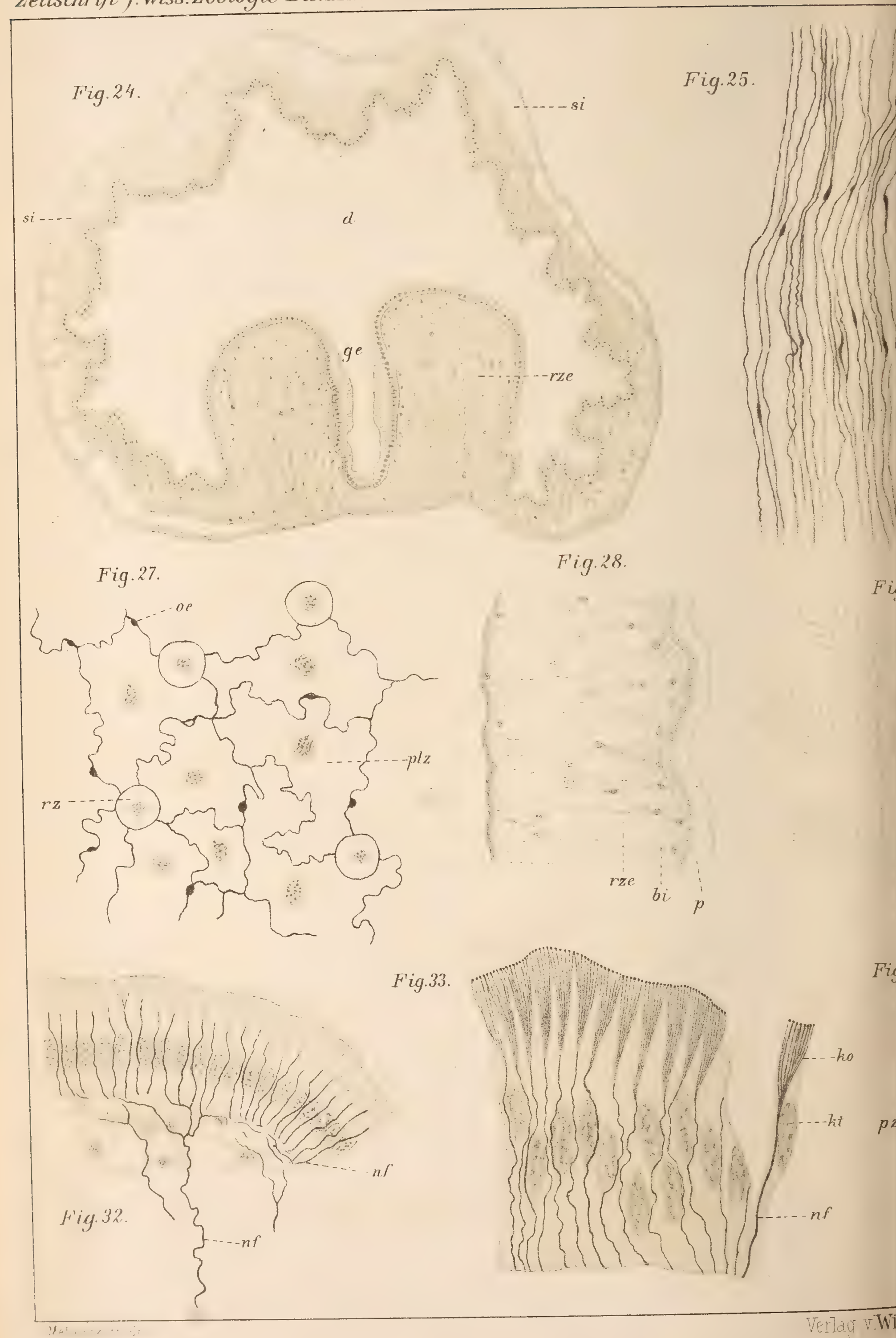

Fig. 1.
t
mo
mr
sr
e.r
ly
sp
og
ag
dw
bn
d
gr
Fig. 2.
sp
sv
ag
dw
d
Fig. 3.
pm
om
n
tn
v
mgl
st
f
Fig. 4.
ns
gz
k
wz
ep
cu
du
a. Fig. 7 b.
cu
du
Fig. 8.
cu
Fig. 6.
n
v
gl
Fig. 5.
na
os
Fig. 9.
ns
gl
os
ml
tgl
Fig. 10.
bz
tgl
k
Fig. 11.
kn
gz
k
Fig. 12.
ml
b. Fig. 13. a
zl
gz
Fig. 14.
h
Fig. 15.


Fig. 16.
sv
ste
bz
d
ge
to
ste
sv
ly
Fig. 17.
d
si
cag
ag
Fig. 19.
gz

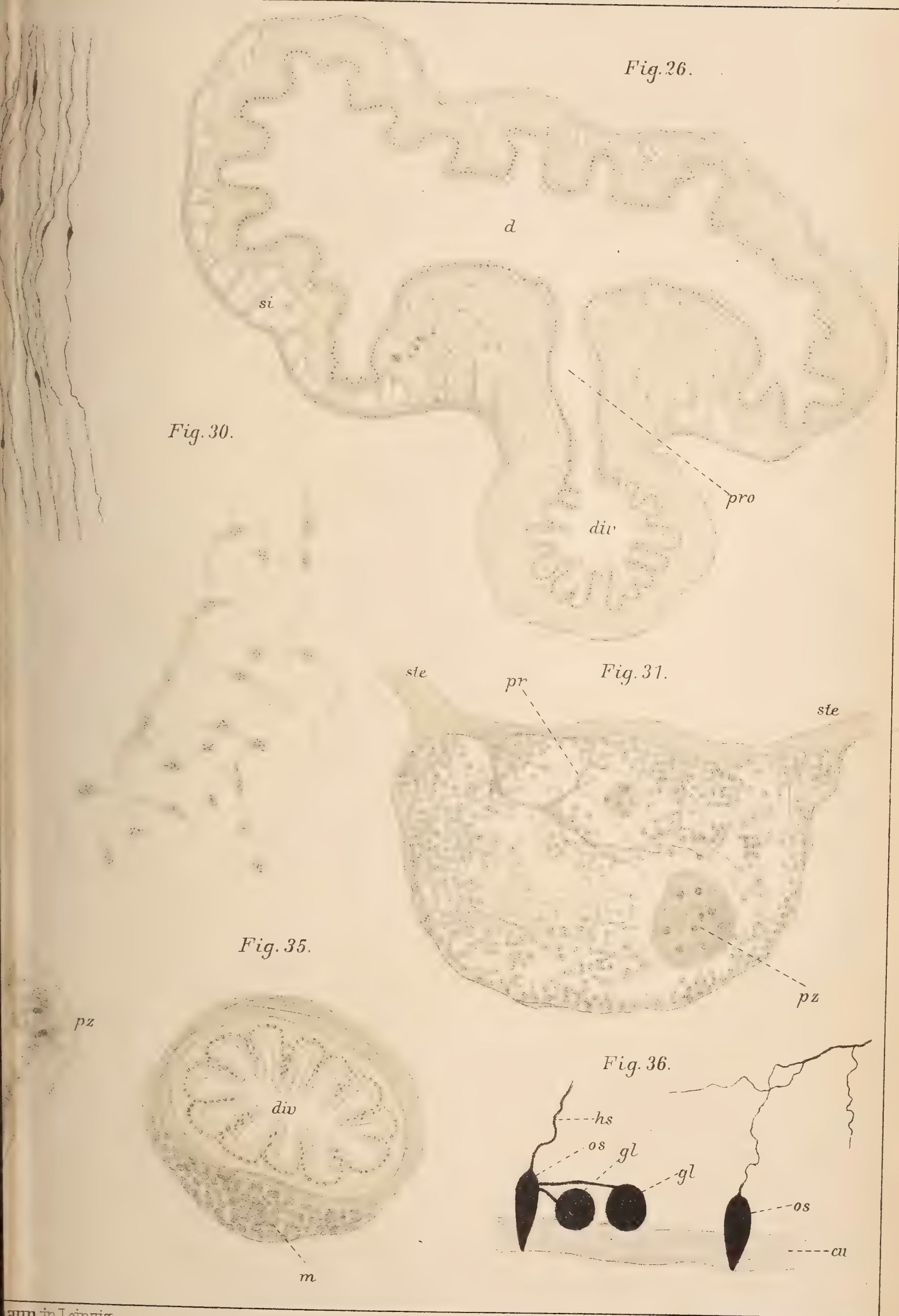


Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

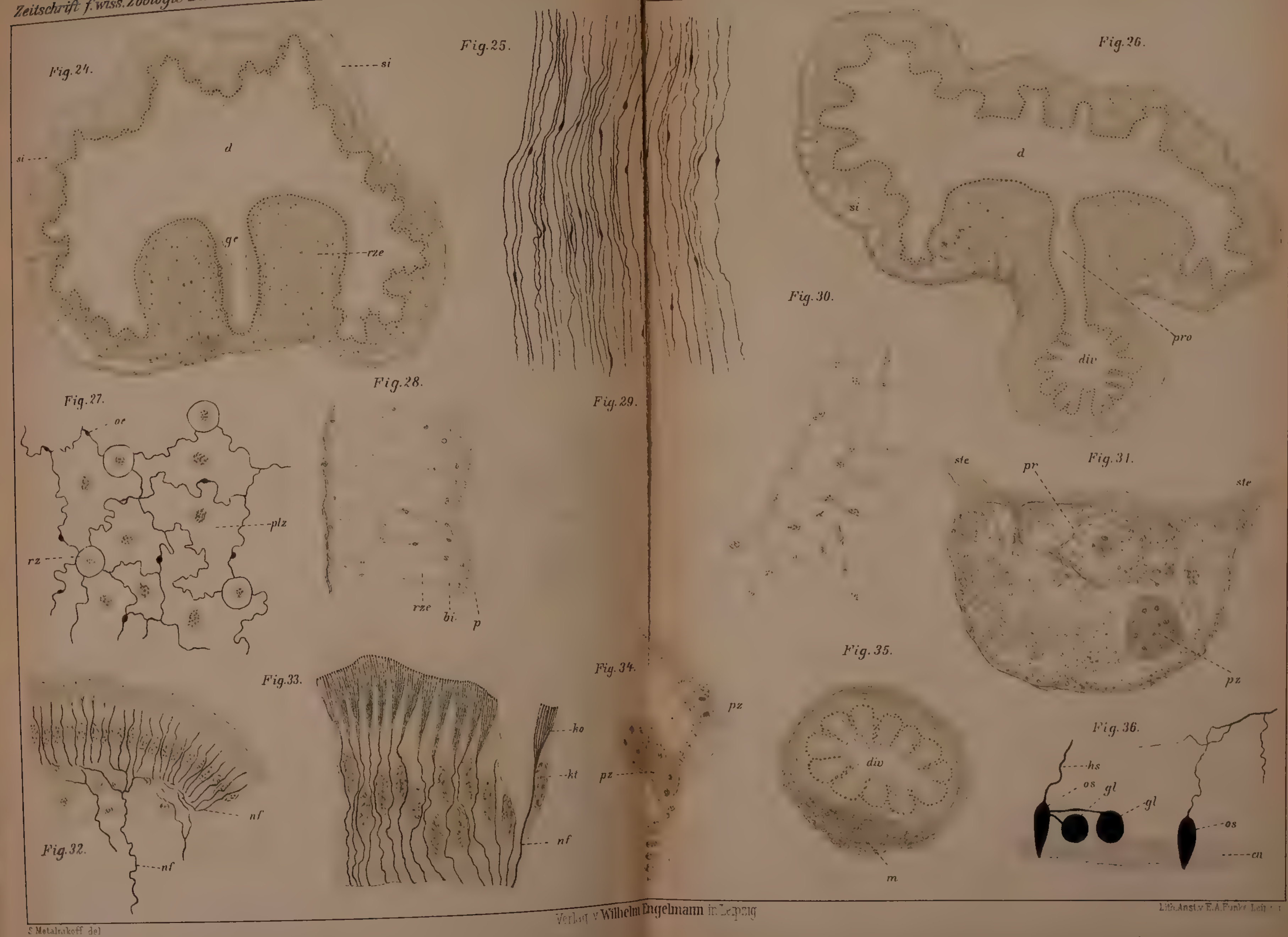

Fig. 16.
sv
ste
bz
d
ge
to
ste
sv
ly
Fig. 17.
d
si
si
cag
ag
Fig. 18.
pz
lc
al
rs
pz
al
pz
os
gl
mgl
ep
Fig. 19.
gz
Fig. 20.
sp
din
ze
Fig. 21.
ns
K
nsb
K
WZ
os
Ep
cu
Fig. 22.
va
plz
Fig. 23.
d
sv
d
sv
sv
d
ste


Fig. 24.
si
si
d
ge
rze
Fig. 25.
Fig. 27.
oe
plz
rz
Fig. 28.
rze
bi
p
Fig. 33.
ko
kt
nf
Fig. 32.
nf
nf

Verlag v. Wi



…ann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.



S. Metalnikoff del.
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

Fig. 37.

gi
fr
ch
kl
vo
Z
z
kl

Fig. 38.

Fig. 41.

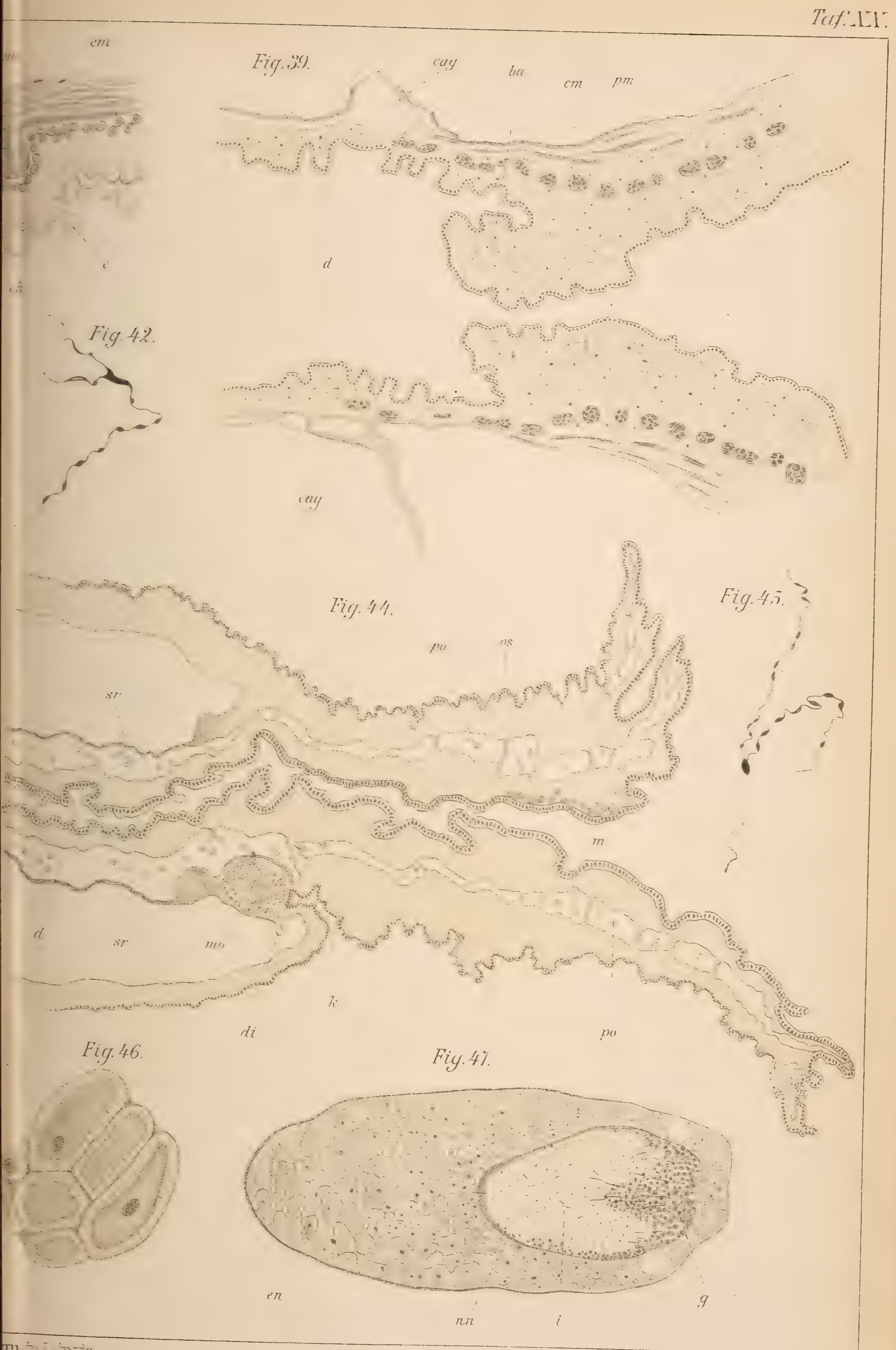
ka
I
nm
nun
cn
cn

Fig. 40.

ns
n
n
st
st
su
su

Fig. 43.

n
no
no
st
su


em
Fig. 39.
cag
ba
cm
pm
d
Fig. 42.
cag
Fig. 44.
po
os
sr
m
d
sr
mo
k
di
po
Fig. 45.
Fig. 46.
Fig. 47.
en
nn
i
g

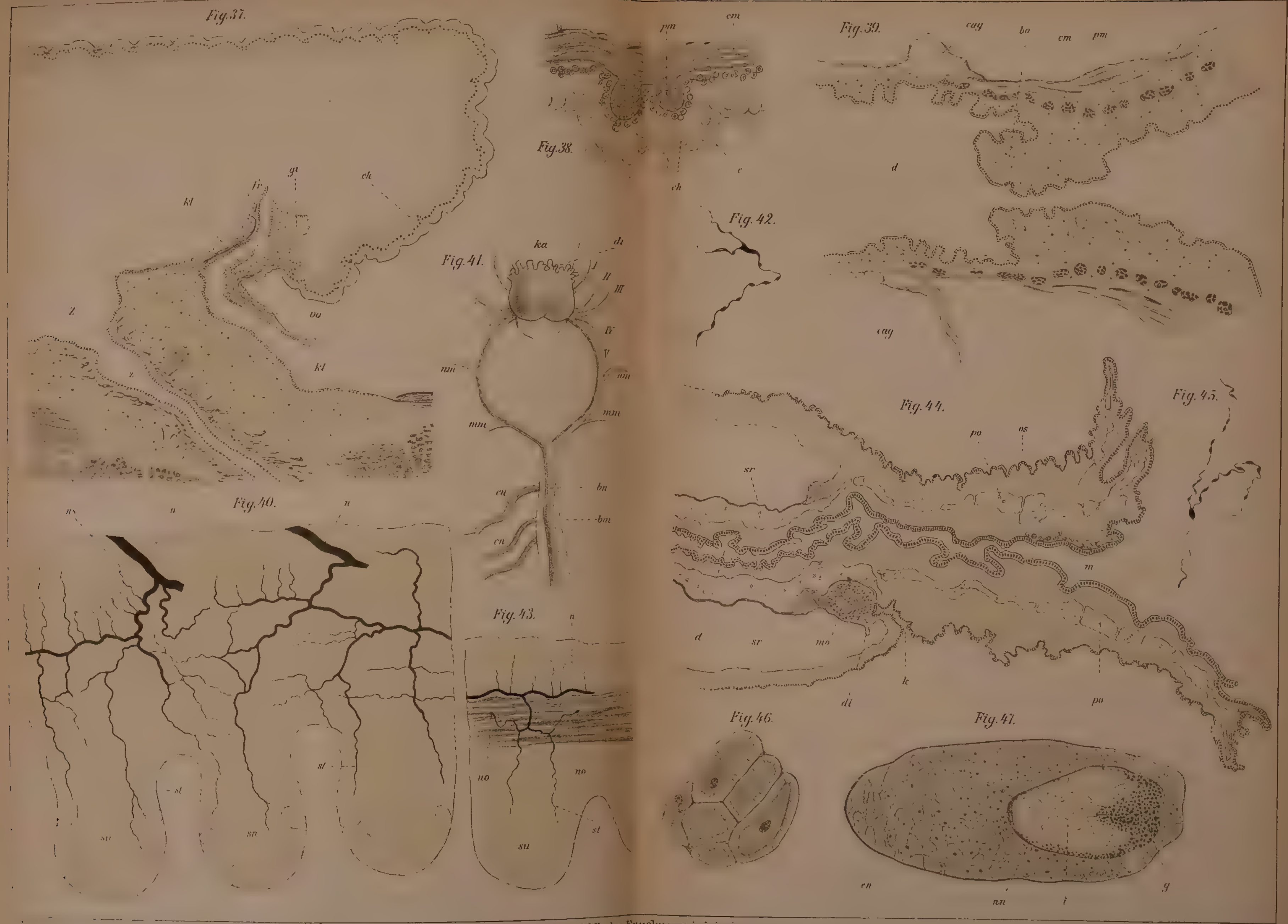
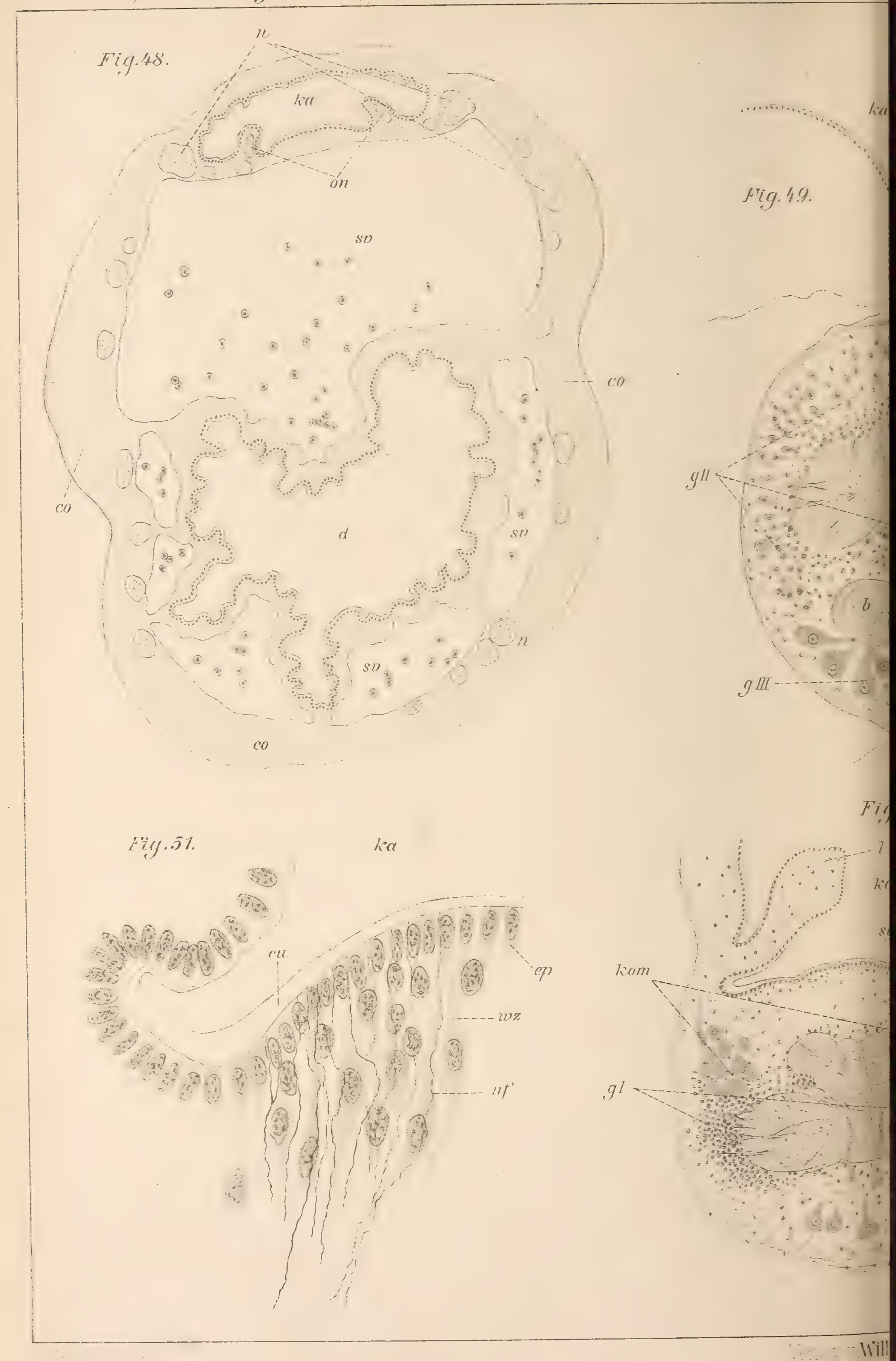
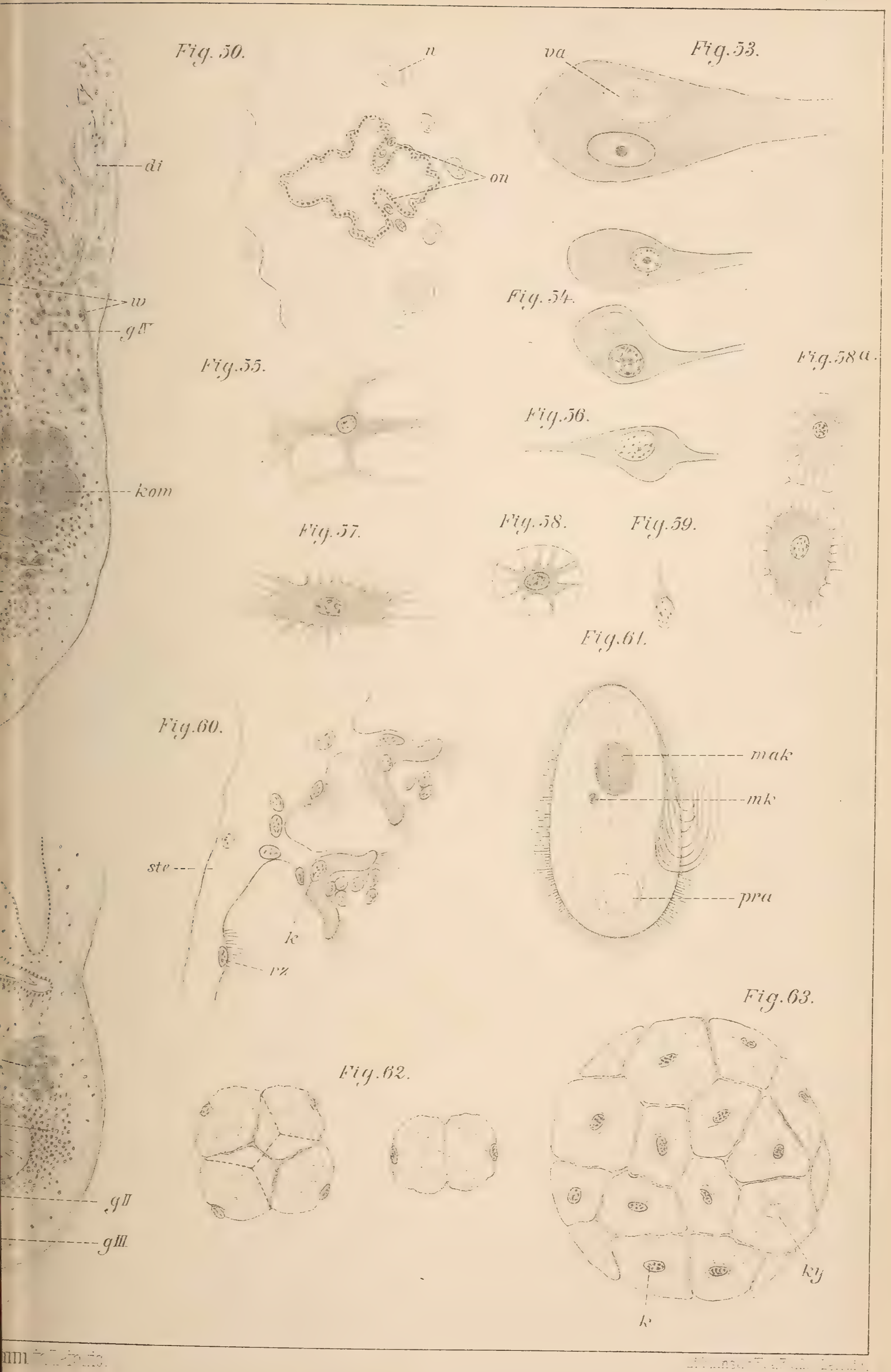
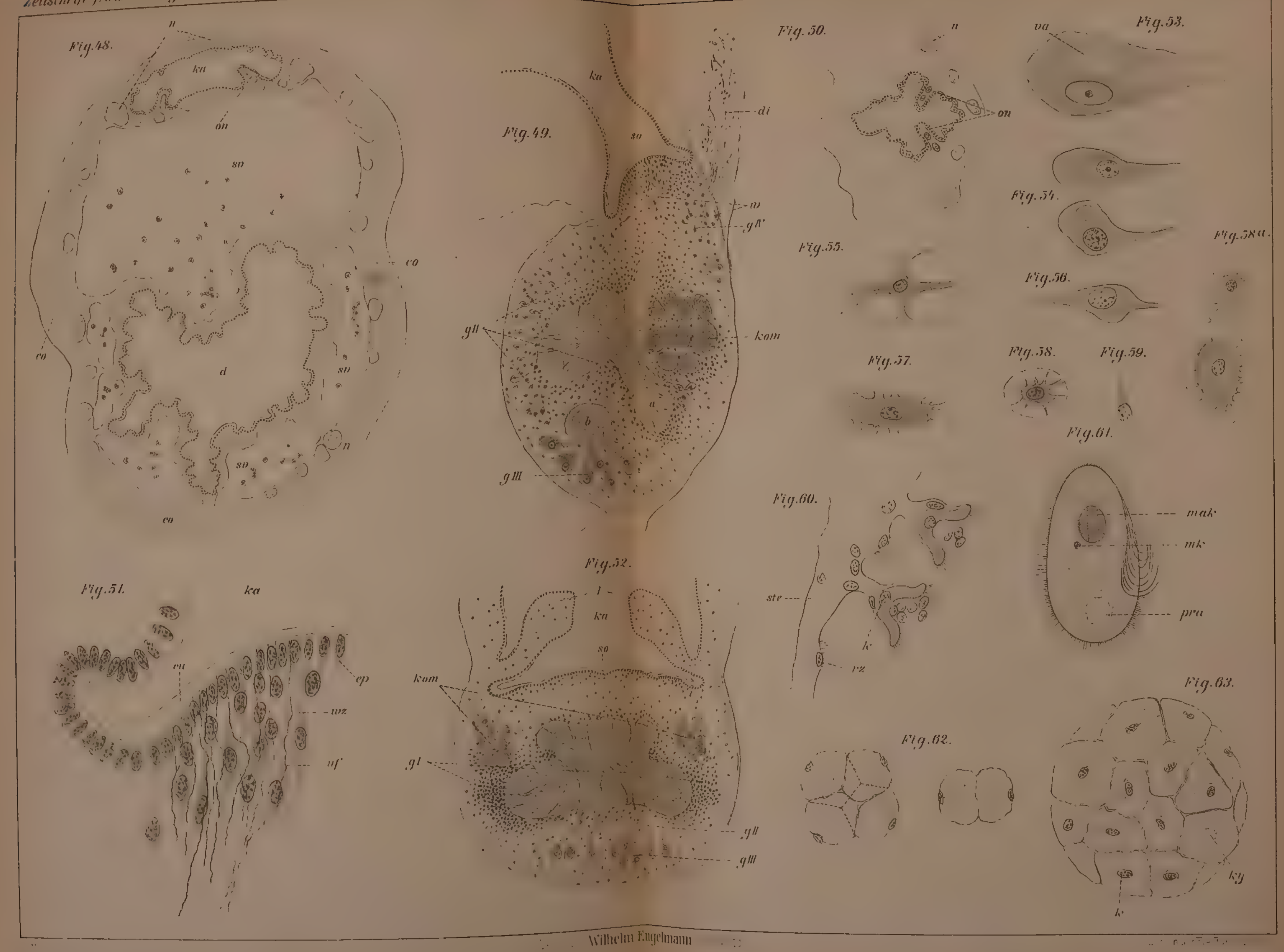
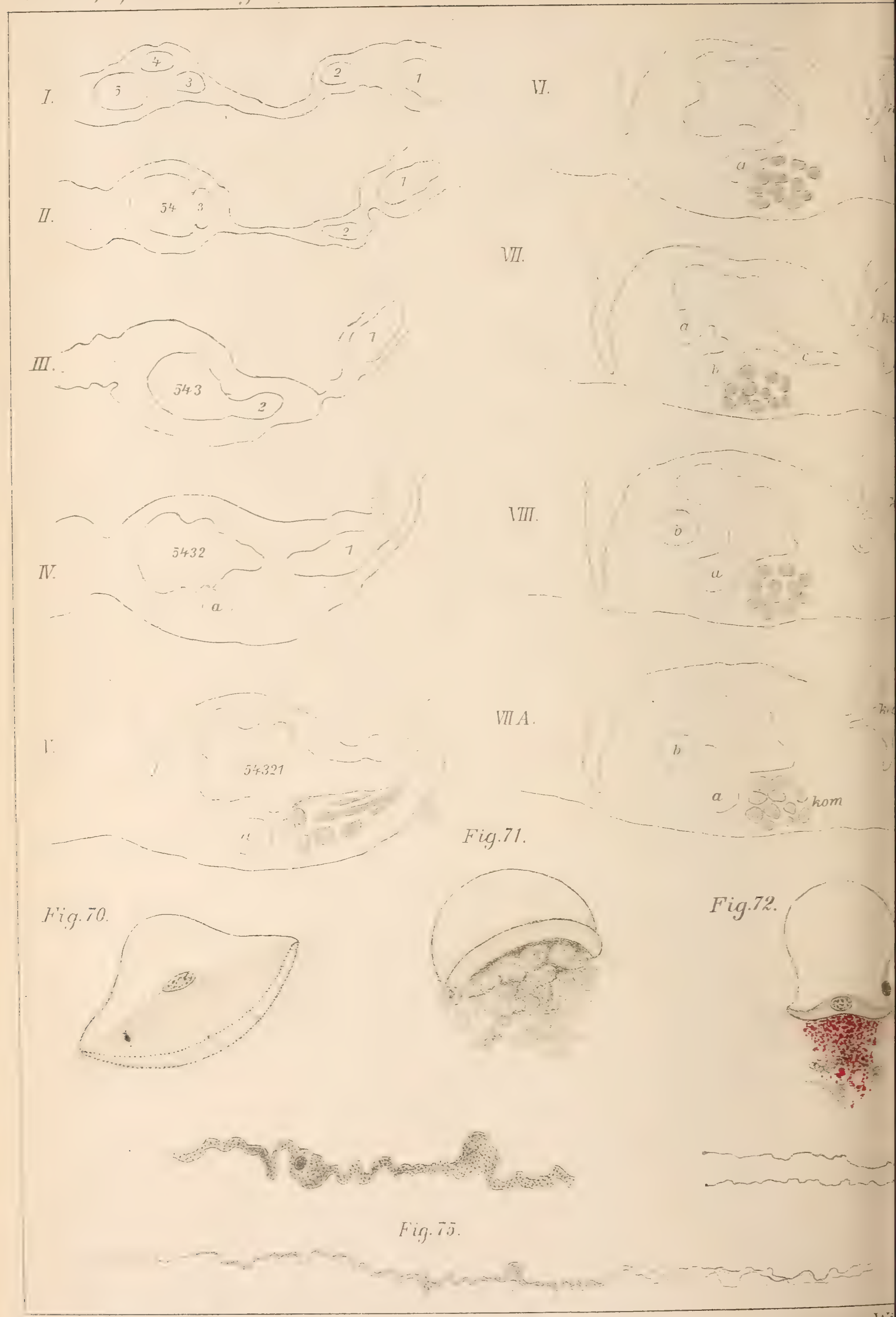


Fig. 37.
Fig. 38.
Fig. 39.
Fig. 40.
Fig. 41.
Fig. 42.
Fig. 43.
Fig. 44.
Fig. 45.
Fig. 46.
Fig. 47.

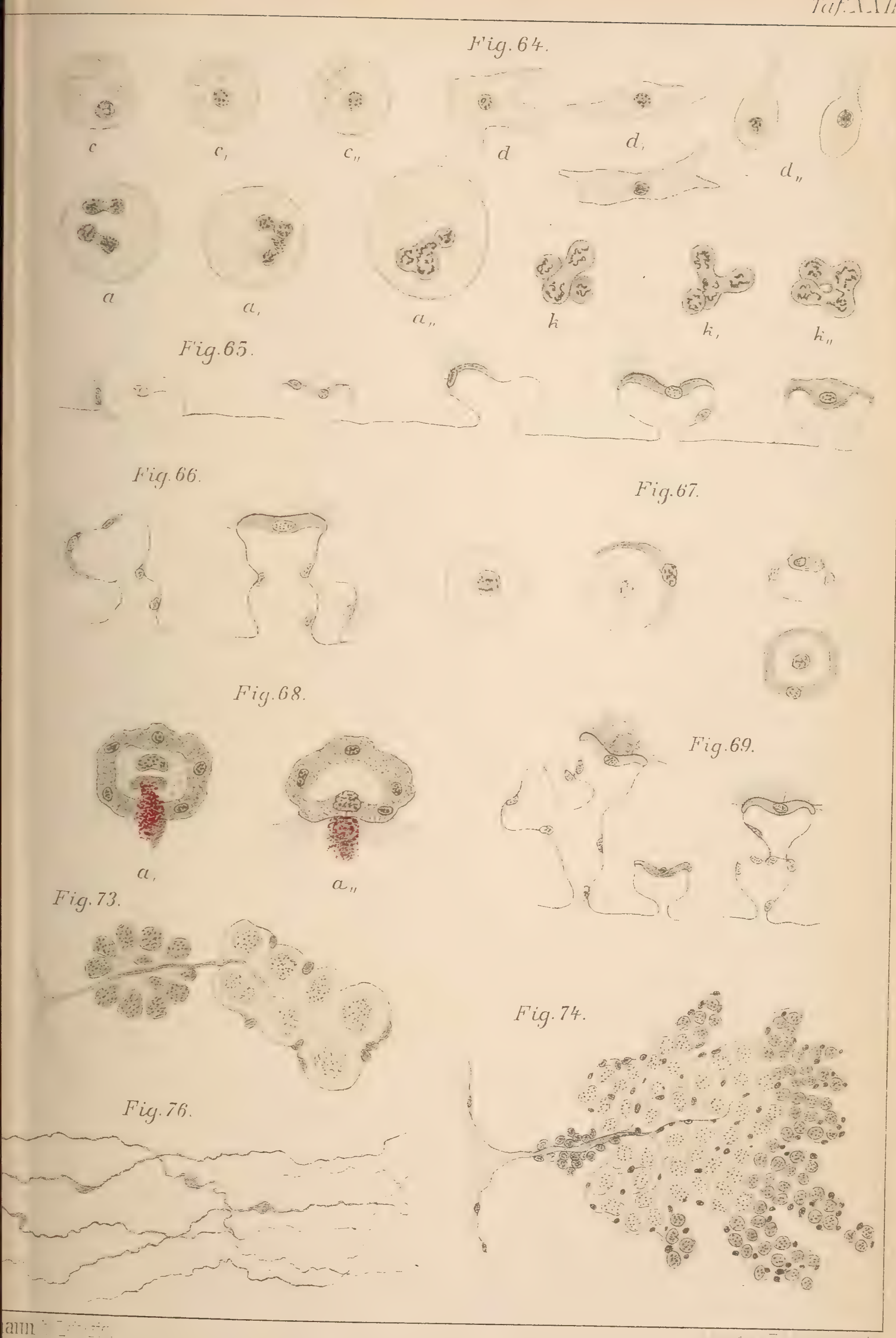

Fig. 48.
n
ka
on
sv
co
d
co
sv
n
sv
co
Fig. 49.
ka
gII
b
gIII
Fig. 51.
ka
cu
ep
wz
nf
kom
gl
Will

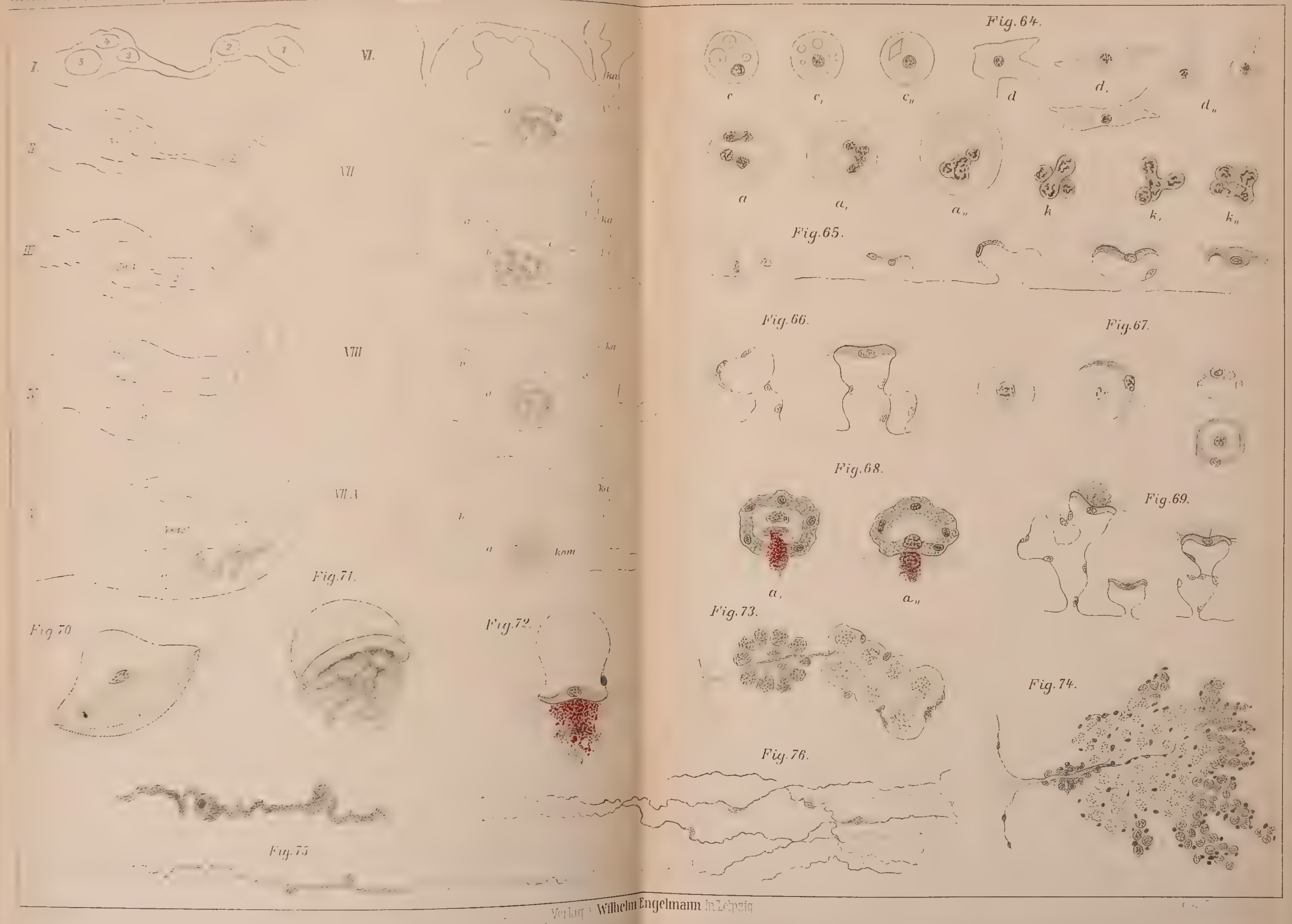

Fig. 50.
n
on
di
w
g IV
kom
Fig. 53.
va
Fig. 54.
Fig. 55.
Fig. 56.
Fig. 57.
Fig. 58.
Fig. 58 a.
Fig. 59.
Fig. 61.
mak
mk
pra
Fig. 60.
ste
k
rz
Fig. 62.
Fig. 63.
g II
g III
ky
k


Fig. 48.
n
ka
on
sn
co
d
sn
n
sn
co
co
Fig. 49.
ka
so
di
w
g IV
kom
g II
a
b
g III
Fig. 50.
n
on
Fig. 53.
va
Fig. 54.
Fig. 55.
Fig. 56.
Fig. 57.
Fig. 58.
Fig. 59.
Fig. 58 a.
Fig. 61.
mak
mk
pra
Fig. 60.
ste
k
rz
Fig. 51.
ka
cu
ep
wz
nf
Fig. 52.
l
ka
so
kom
g I
g II
g III
Fig. 62.
Fig. 63.
ky
k

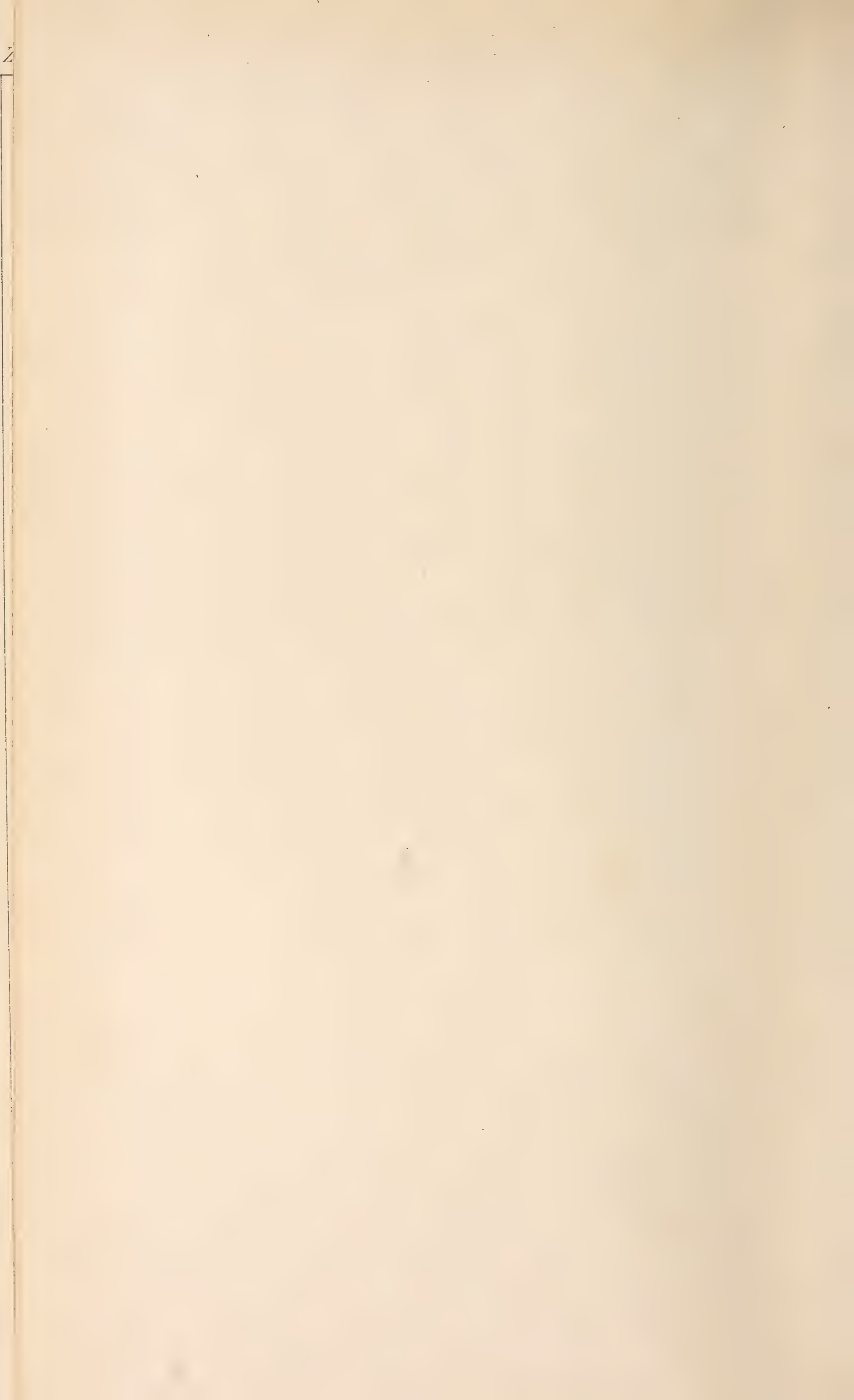


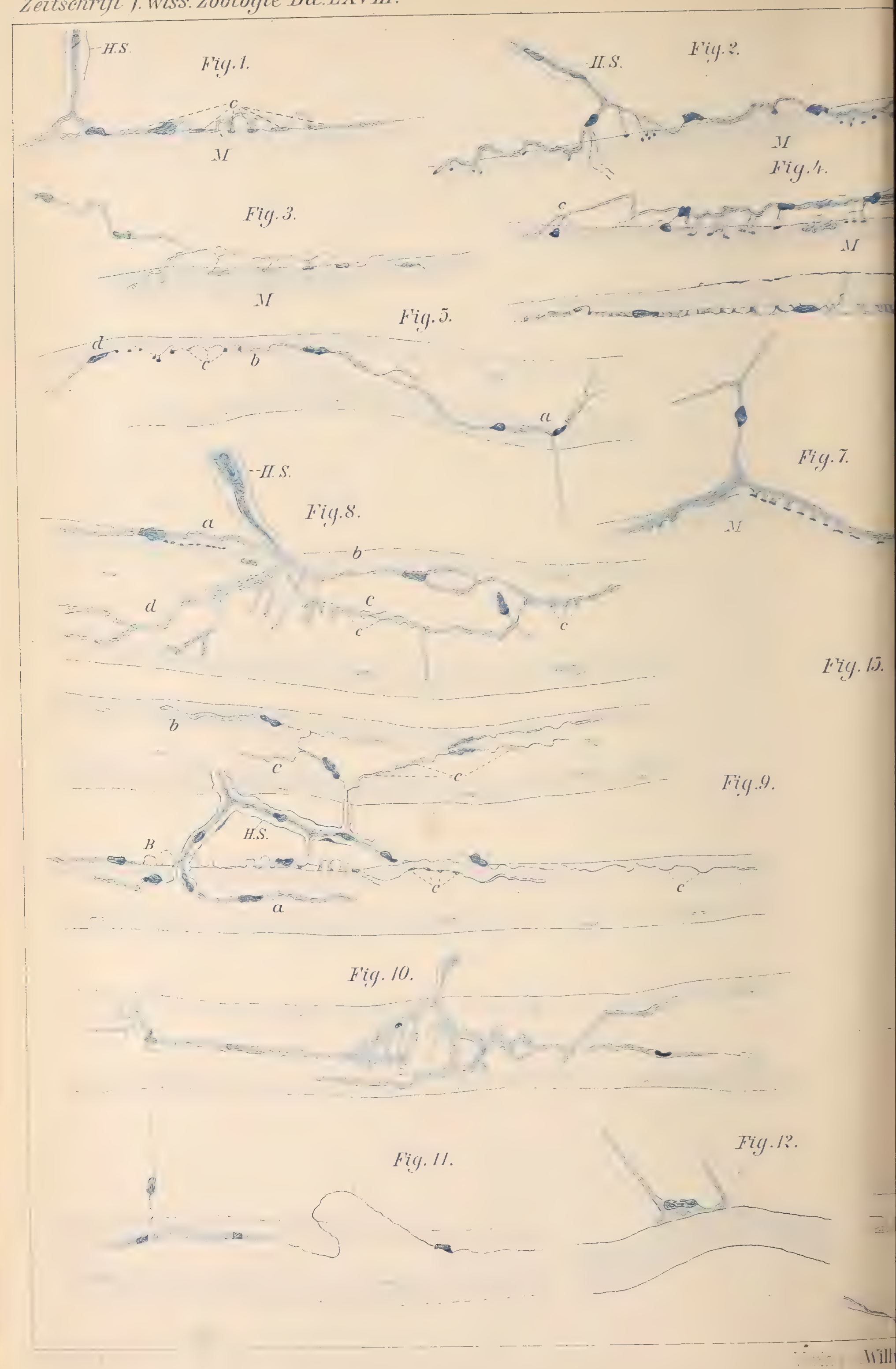
I.
5
4
3
2
1
II.
54
3
1
2
III.
543
2
1
IV.
5432
1
a
V.
54321
a
VI.
a
VII.
a
b
c
VIII.
b
a
VII A.
b
a
kom
Fig. 71.
Fig. 70.
Fig. 72.
Fig. 75.


Fig. 64.
c
c,
c,,
d
d,
d,,
a
a,
a,,
k
k,
k,,
Fig. 65.
Fig. 66.
Fig. 67.
Fig. 68.
a,
a,,
Fig. 69.
Fig. 73.
Fig. 74.
Fig. 76.



Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig




H.S.
Fig. 1.
c
M
H.S.
Fig. 2.
M
Fig. 4.
c
M
Fig. 3.
M
Fig. 5.
d
c
b
a
Fig. 7.
M
H.S.
Fig. 8.
a
b
d
c
c
c
Fig. 15.
b
c
c
Fig. 9.
H.S.
B
c
c
a
Fig. 10.
Fig. 11.
Fig. 12.

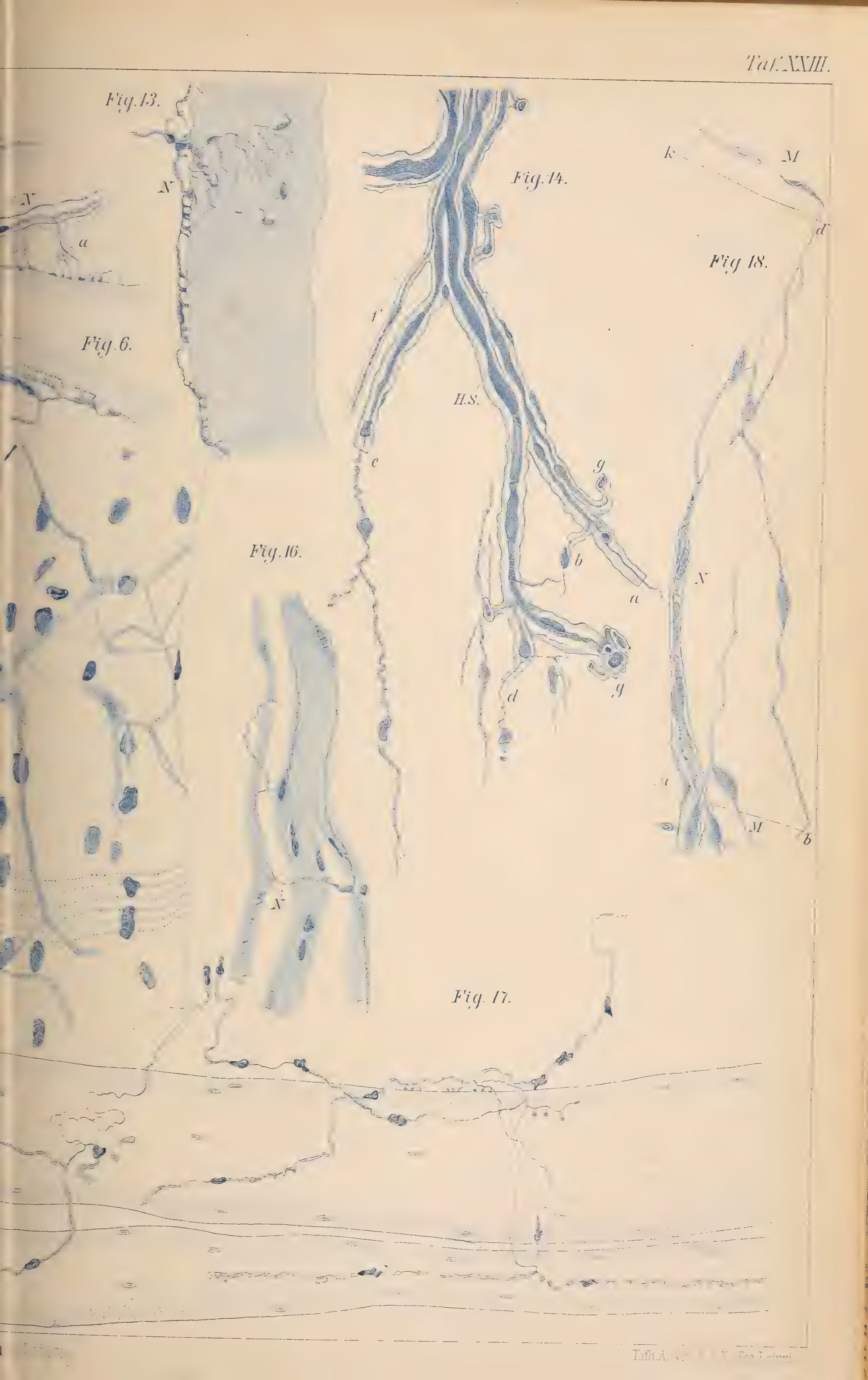

Fig. 13.
N
N
a
Fig. 6.
Fig. 14.
f
H.S.
c
g
b
a
d
g
Fig. 16.
N
k
M
d
Fig 18.
N
a
M
b
Fig. 17.

Fig. 1.

Fig. 2.

H.S

M

Fig. 4.

N

a

b

c

M

Fig. 3.

M

Fig. 5.

a

b

Fig. 6.

Fig. 7.

H.S

Fig. 8.

a

b

c

Fig. 9.

b

c

H.S

a

Fig. 10.

Fig. 11.

Fig. 12.

Fig. 13.

N

Fig. 14.

H.S.

a

b

c

d

g

Fig. 15.

Fig. 16.

N

Fig. 17.

Fig. 18.

k

M

d

N

a

b

M

Wilhelm Engelmann

Fig. 22.

c

c

G

Fig. 2

Fig. 21.

Fig. 19.

Fig. 20.

k

H.S.

k

b

k

n

Fig. 23.

Verlag v. Wilh

c

c

Fig. 27.

Fig. 26.

Fig. 28.

Fig. 24.

n

c

Fig. 22.

G

Fig. 19.

k

H.S.

b

n

Fig. 20.

Fig. 21.

Fig. 25.

Fig. 27.

Fig. 26.

Fig. 28.

Fig. 24.

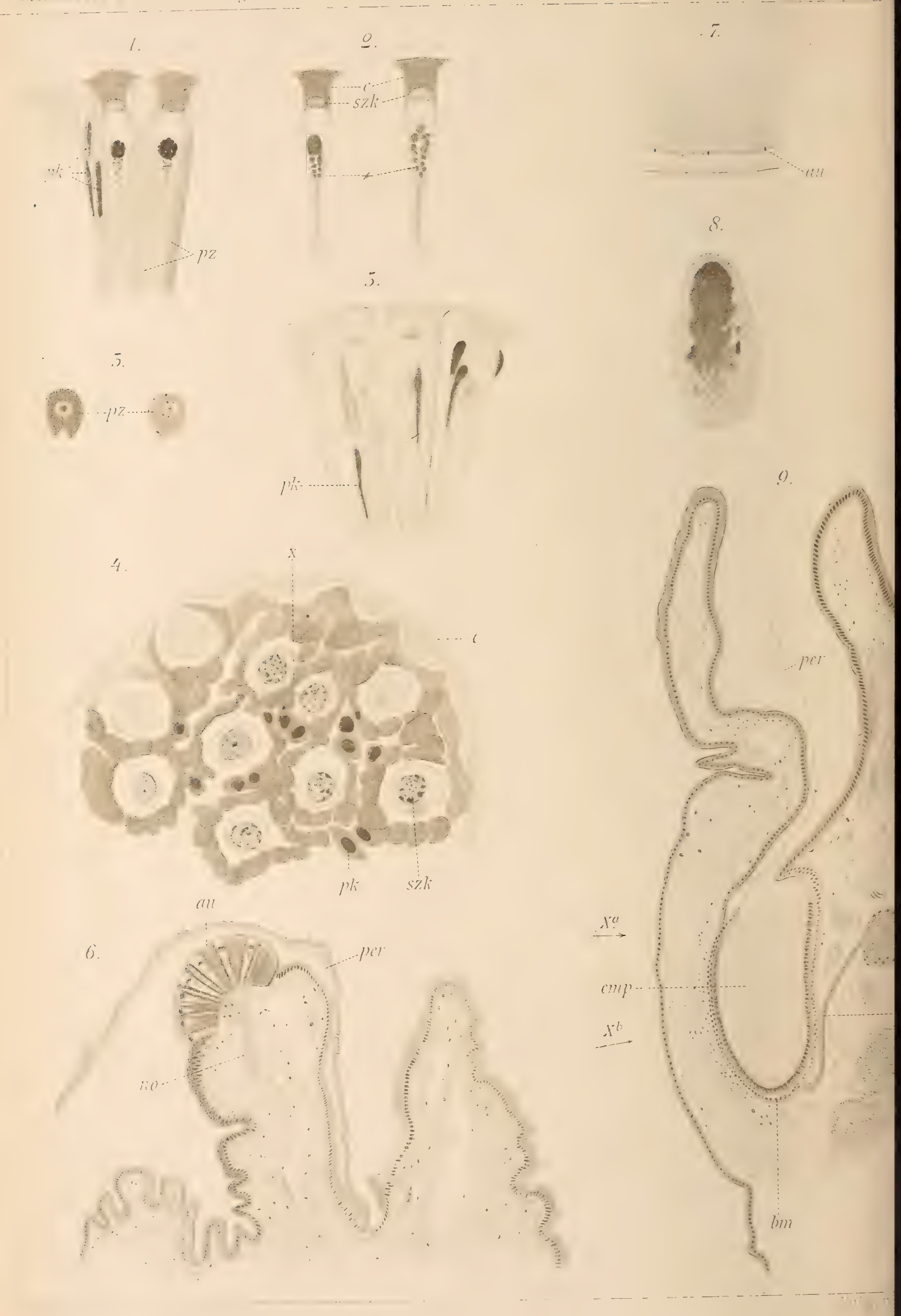
k

k

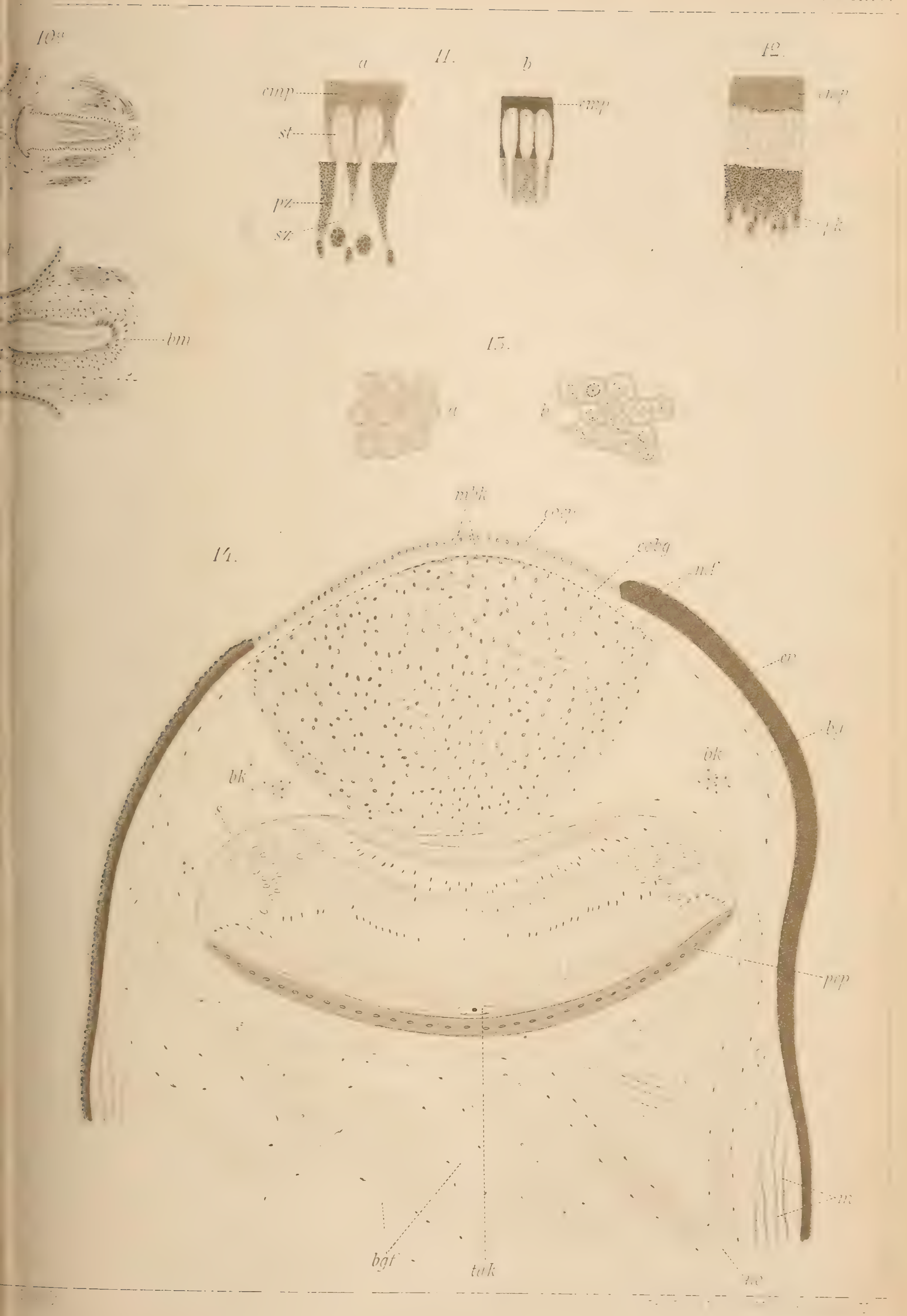
n

Fig. 23.

c



1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
pk
pz
c
szk
x
au
per
no
emp
X^a
X^b
bm


10a
11.
a
b
cmp
st
pz
sz
cmp
12.
pk
bm
13.
a
b
14.
bk
bk
s
pep
bgt
tak

1. pz
2. c szk
3. pz
4. pk szk
5. pk
6. au pct ve
7. au
8.
9. pct Xa cmp Xb bm
10a
10b bm
11. nep st pz sz
13. a b
14. mbk bk

15. coep cobg m kz pep ta tak *

16. m n zwk diz

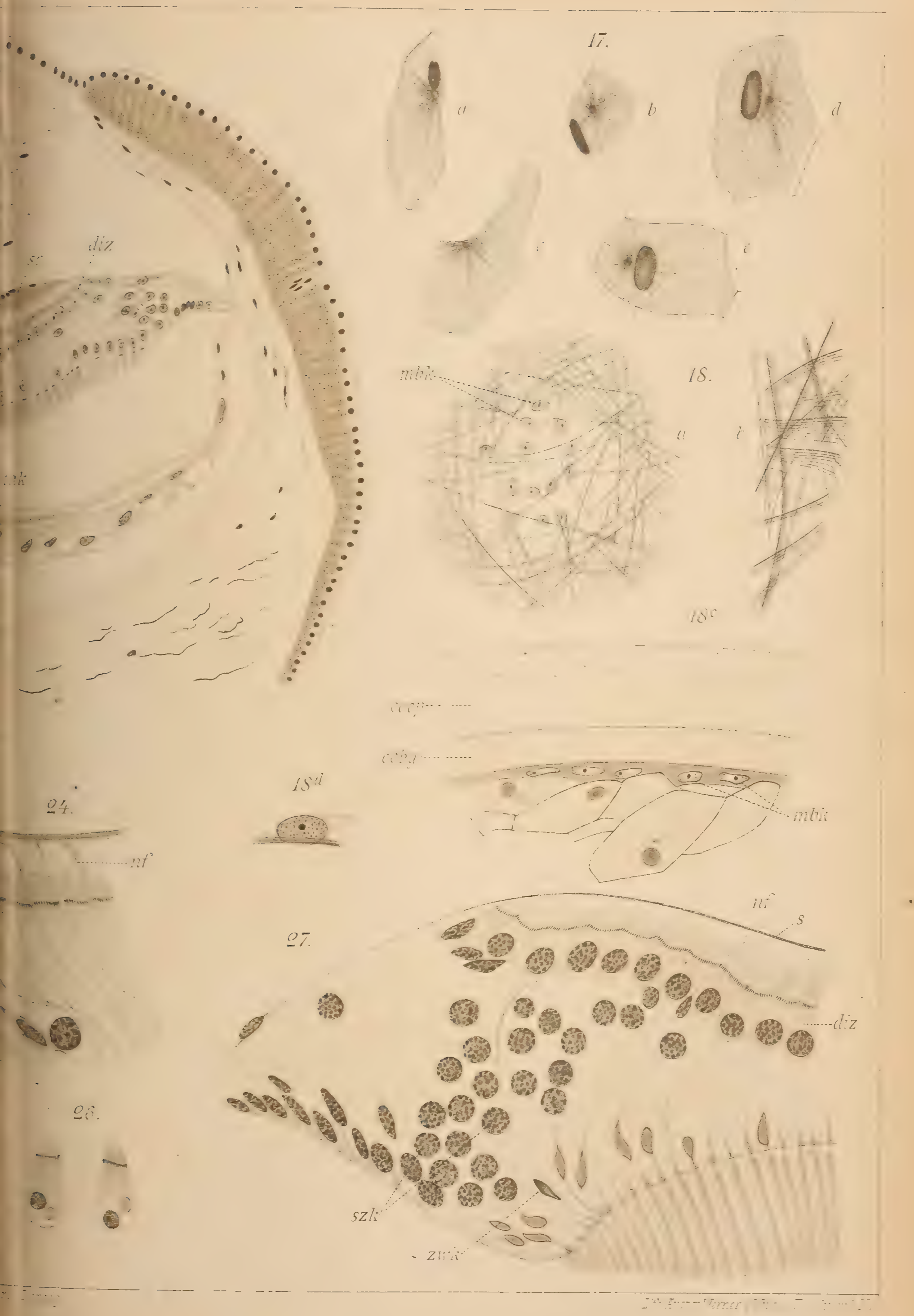
19. nf

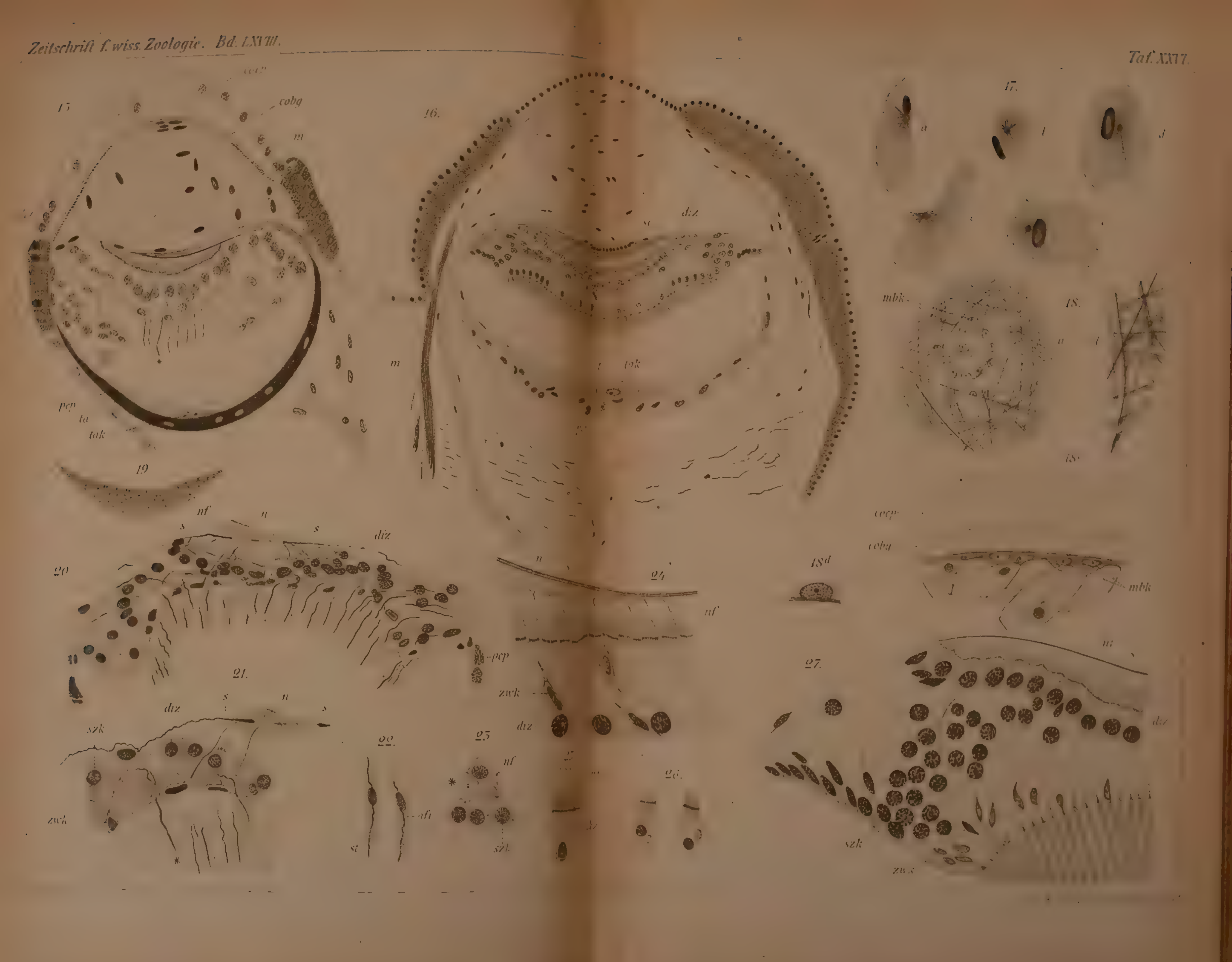
20. s n s diz pep

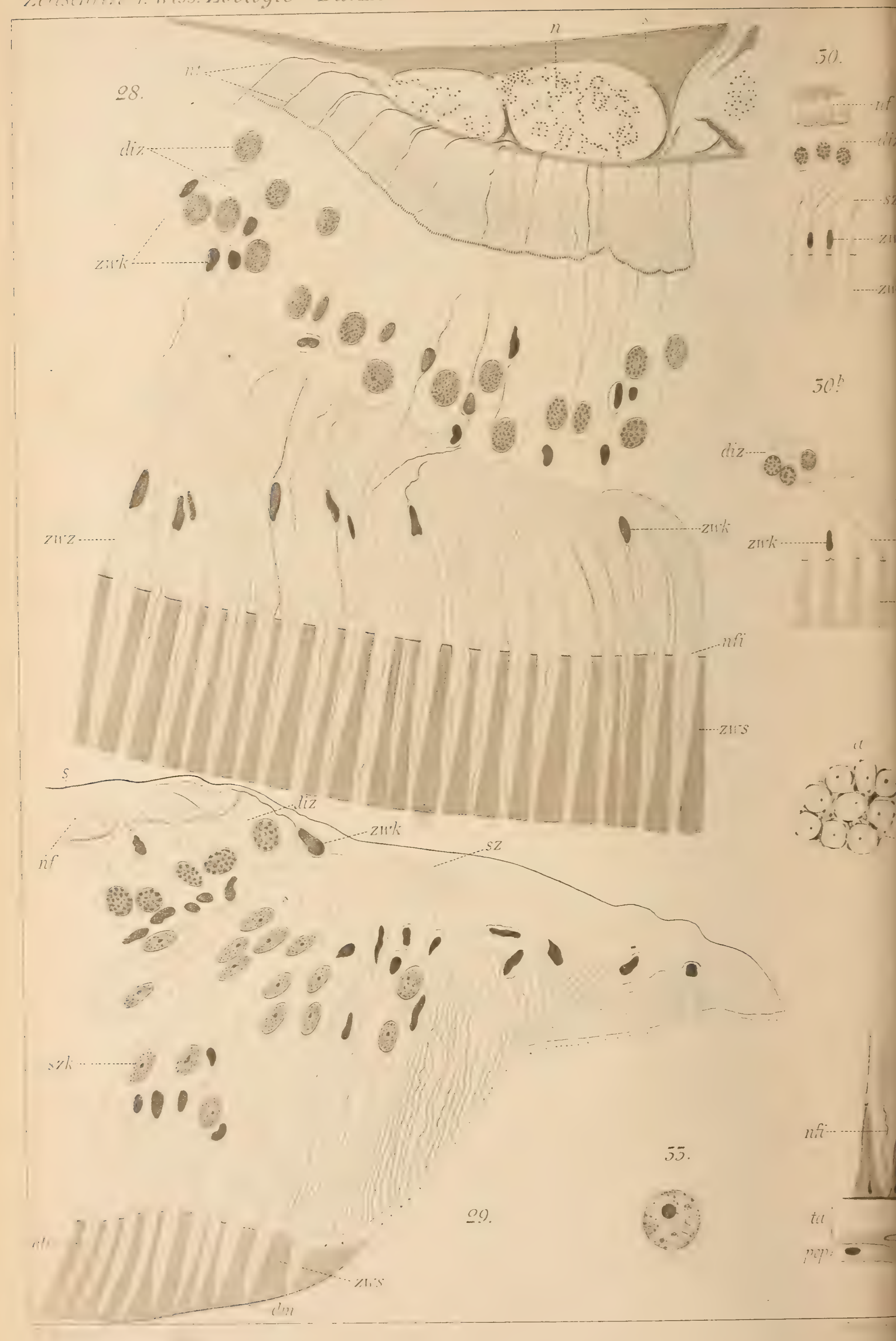
21. diz s n s szk zwk *

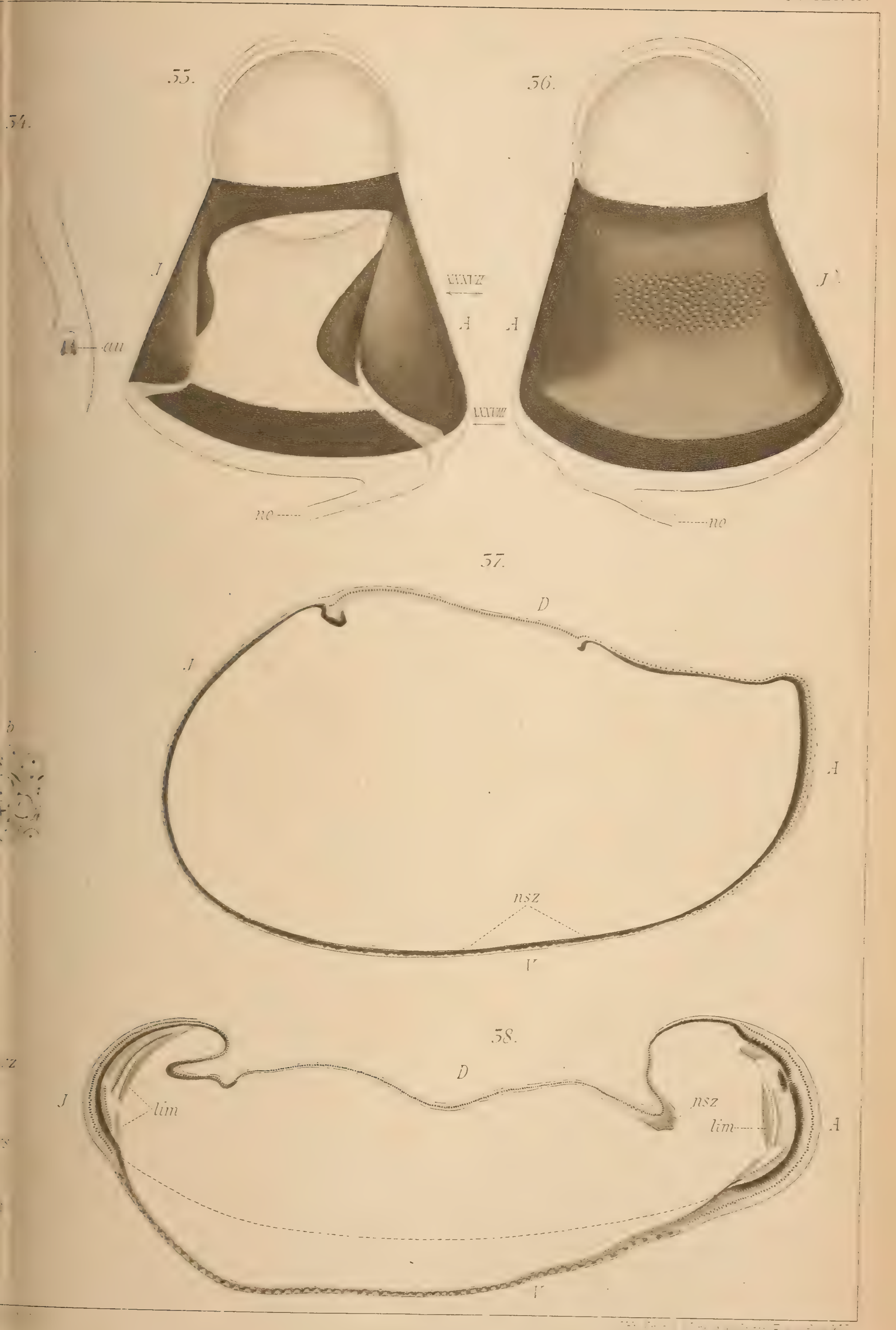
22. nfi sz

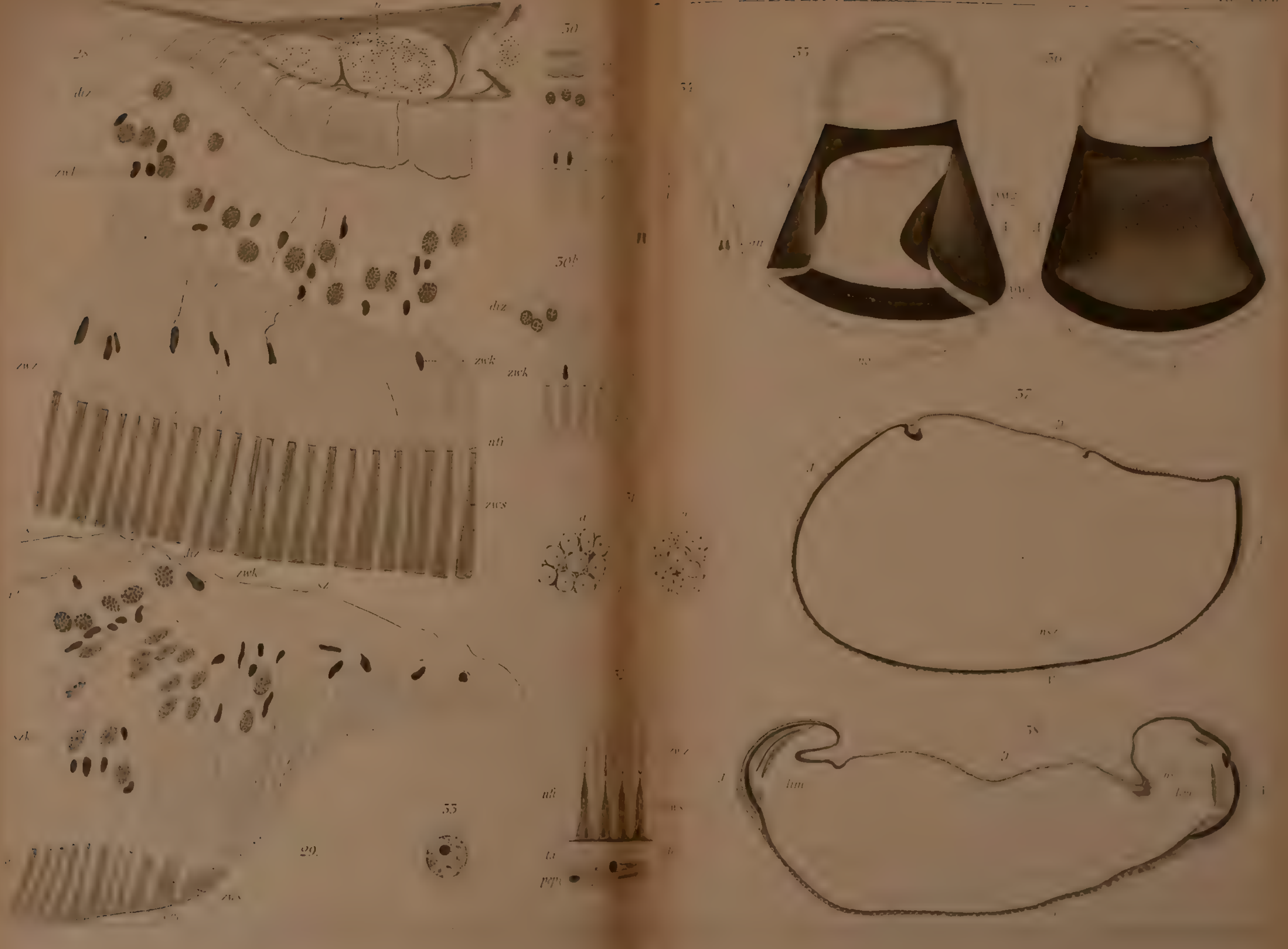
23. nf * szk


17.
a
b
d
c
e
mbk
18.
a
b
18c
18d
diz
mbk
24.
nf
27.
nf
s
diz
26.
szk
zwk

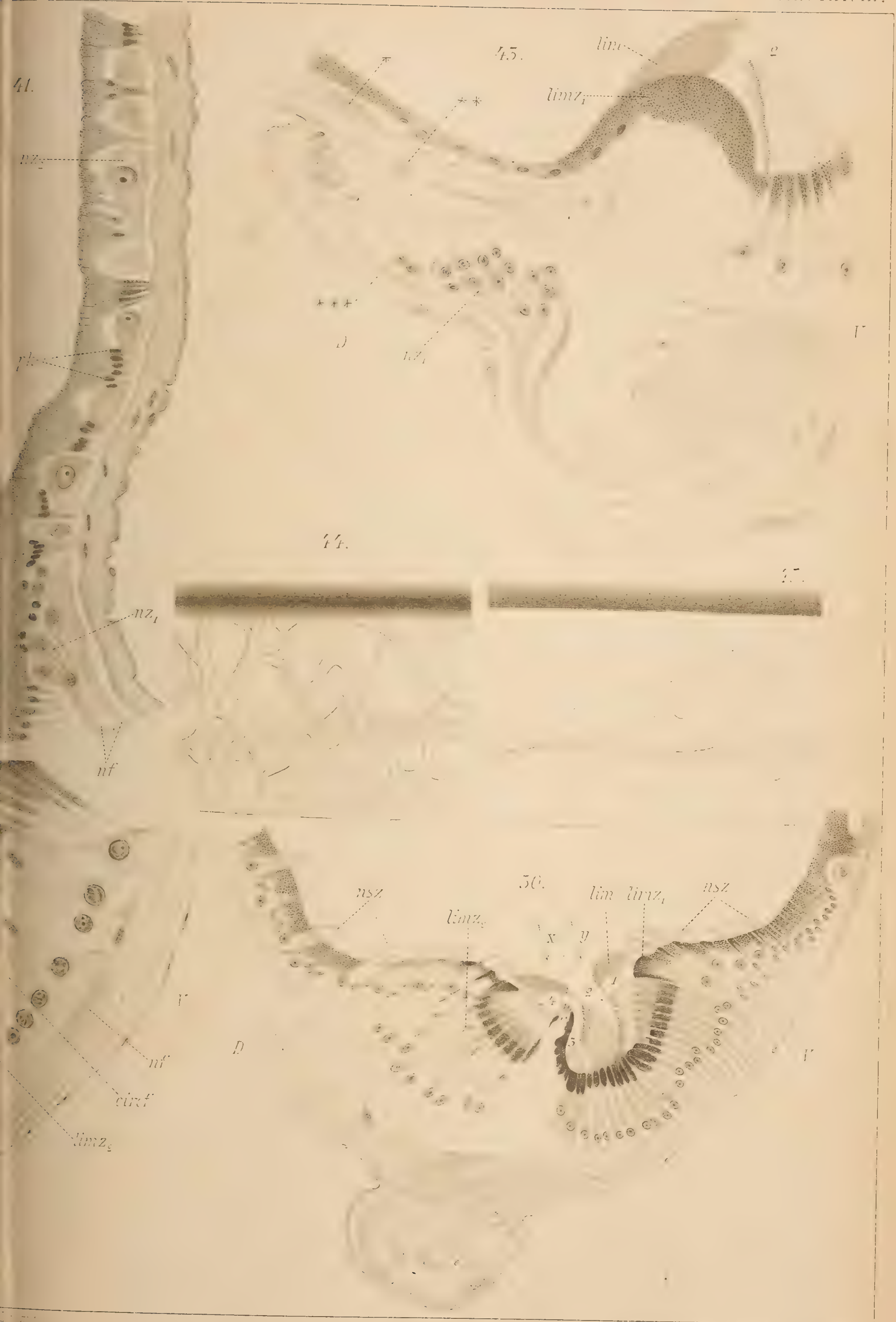

15
16.
17.
18.
19
20
21.
22.
23
24
26.
27.
18d
cobg
m
diz
tok
pep
ta
tak
nf
n
s
szk
zwk
st
afi
mbk
cocp
coba

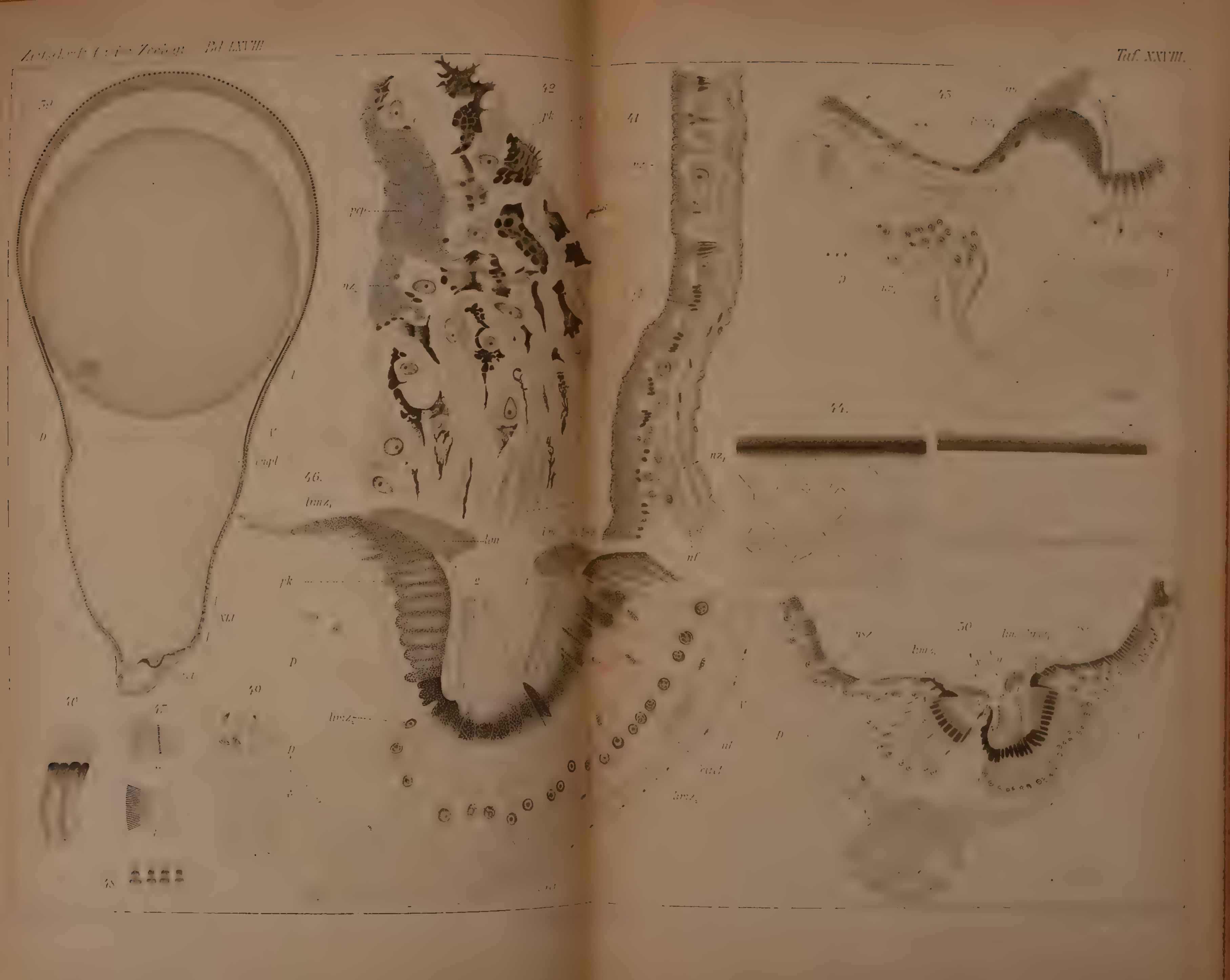

28.
n
w
diz
zwk
zwz
zwk
nfi
zws
30.
30b
diz
zwk
a
s
nf
diz
zwk
sz
szk
33.
29.
zws
dm
nfi
ta


55.
56.
54.
J
J
A
A
an
no
no
57.
D
J
A
nsz
V
58.
D
J
lim
nsz
lim
A
V


30
dz
zwl
30b
dz
zwk
zwk
nft
zws
zwk
zk
29.
33
nft
pep
35
36
37
38
km
km


39.
D
V
empl
XLI
rct
40.
47.
a
b
48.
49.
D
42.
pk
pep
nz2
46.
limz1
lm
pk
limz2
circf


41.
43.
44.
50.
lim
limz₁
nz₁
nz₂
rk
nf
circf
limz₂
nsz
x
y
D
V



51.

sti

szk

53.

sti

nsz

54.

52.

sti

57.

I

II

III

J

V

VI

VII

no

LIX

56.

nsz

nf

nf

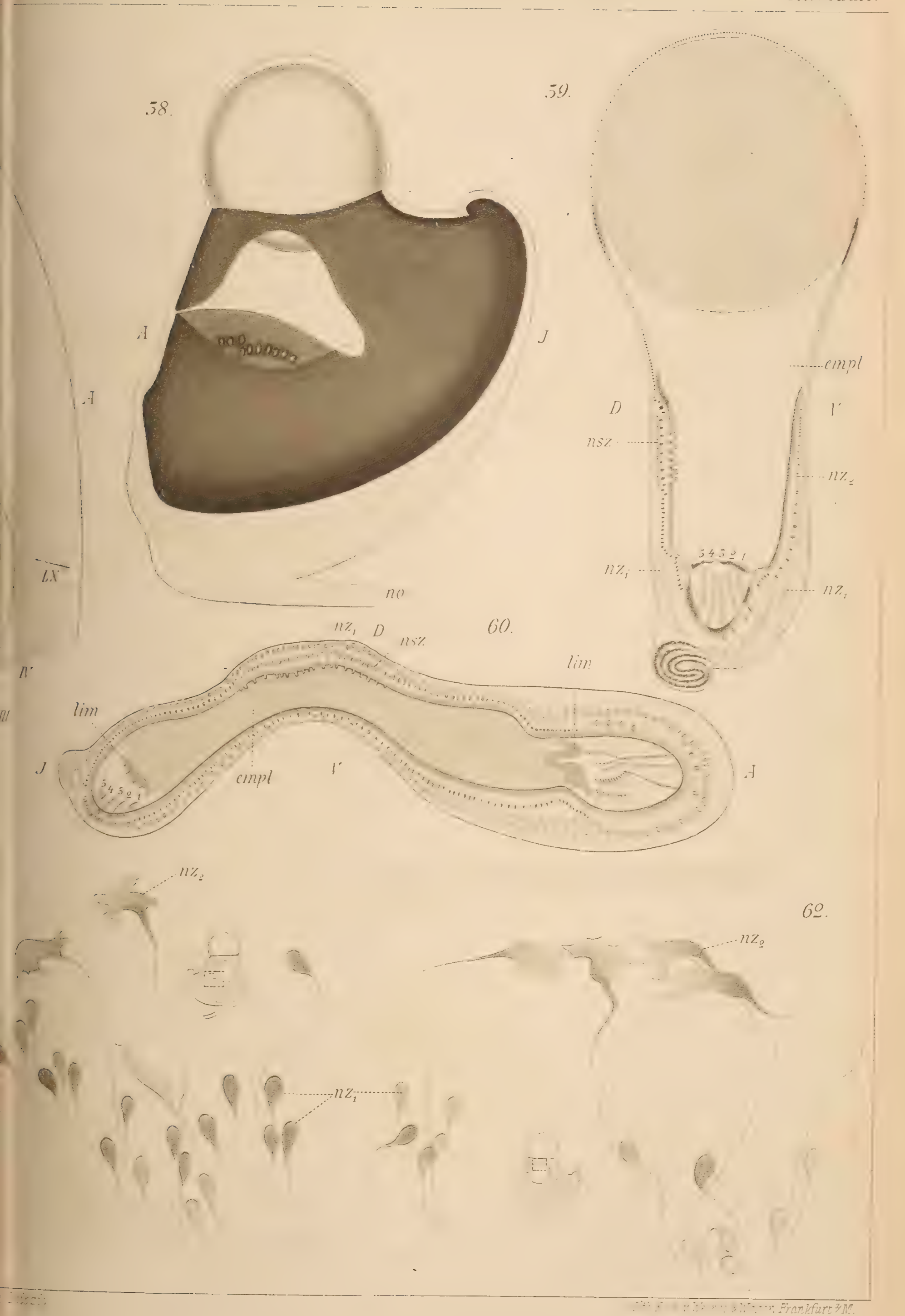
nf

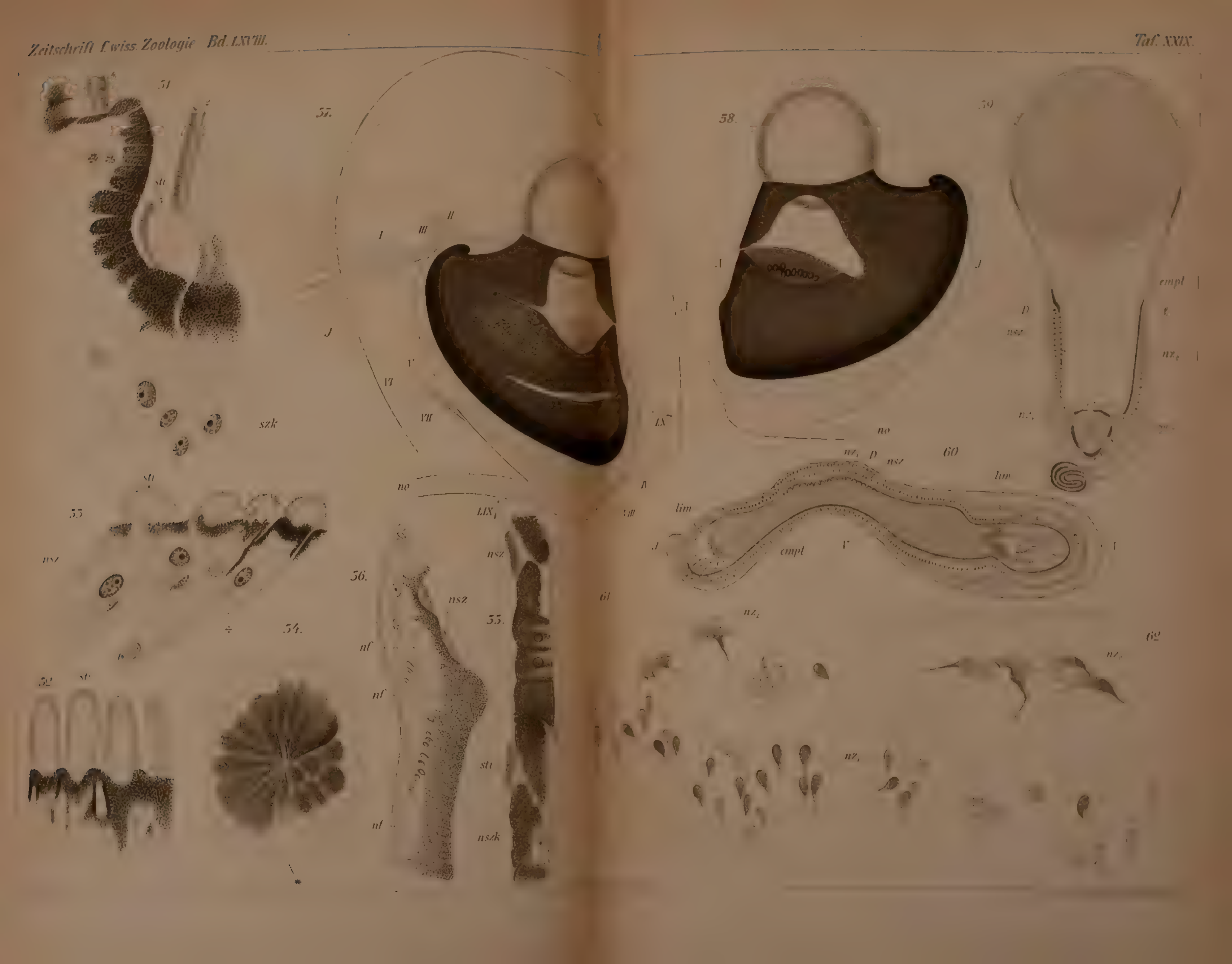
55.

nsz

sti

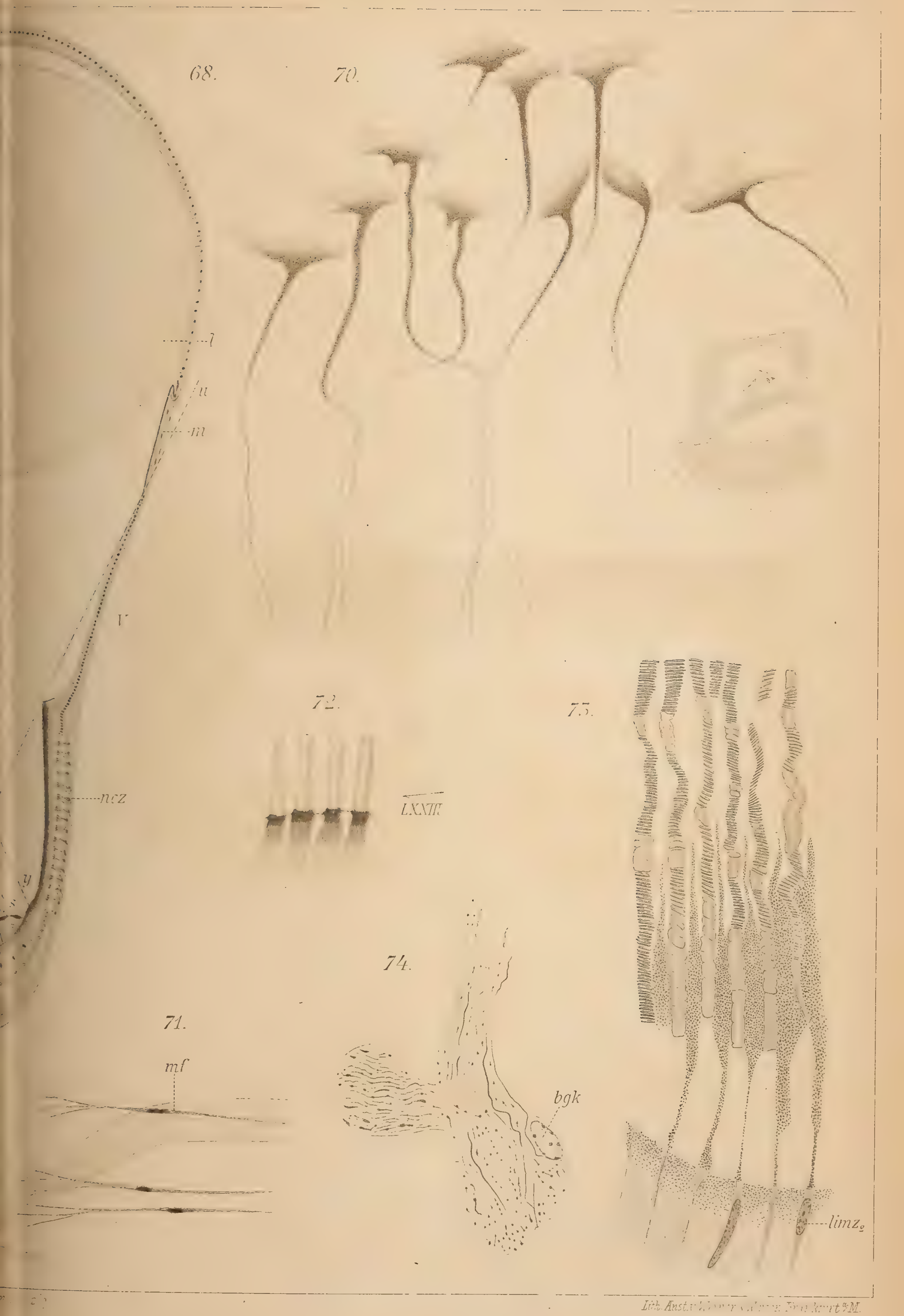
nszk


58.
A
J
A
IX
no
59.
cmpl
D
V
nsz
nz_2
5 4 3 2 1
nz_1
nz_1
60.
nz_1
D
nsz
lim
lim
J
5 4 3 2 1
cmpl
V
A
nz_2
62.
nz_2
nz_1

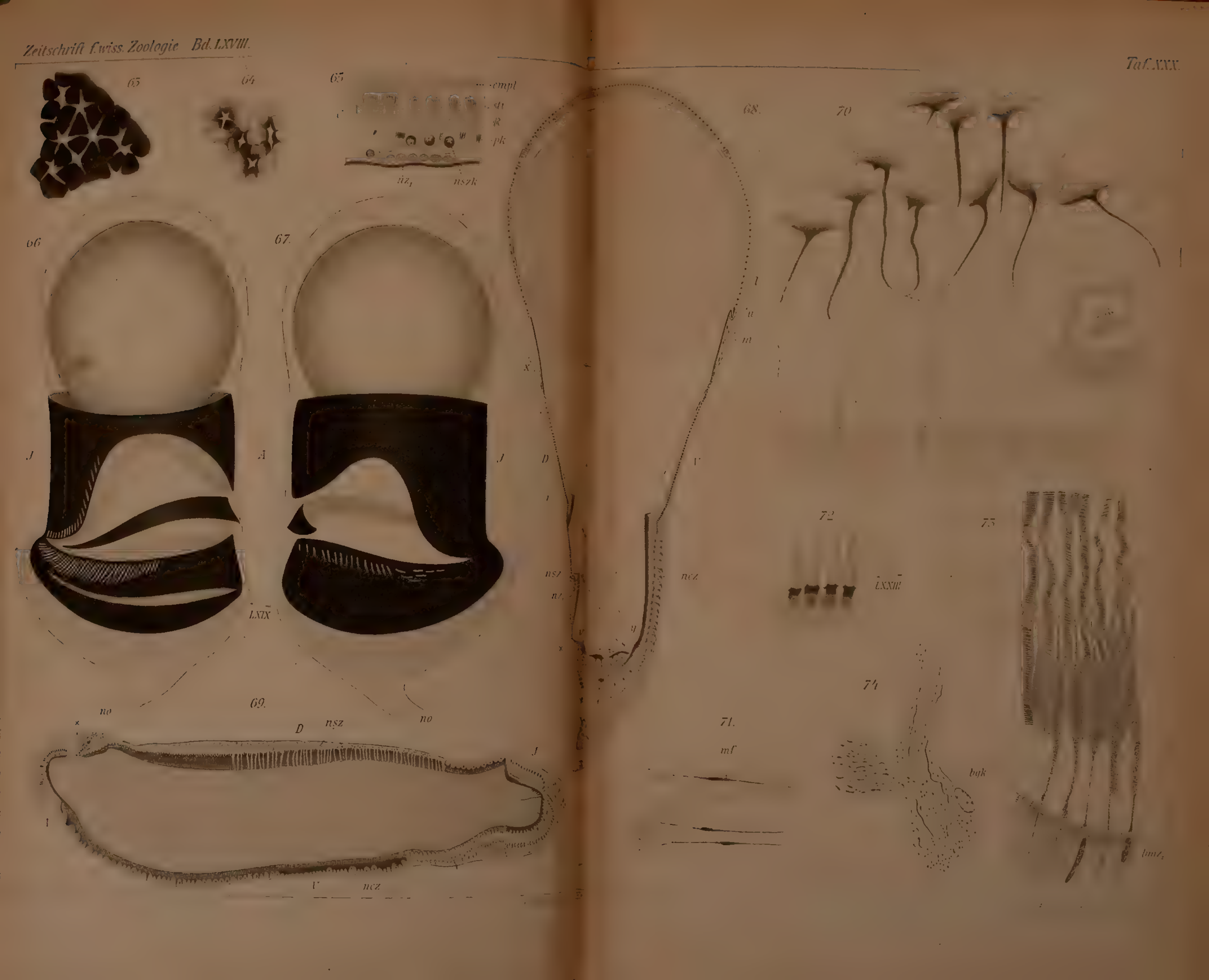

51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
szk
nsz
nszk
stı
nf
no
lim
empl
nz₁
nz₂
J
II
III
V
VI
VII
VIII
IX



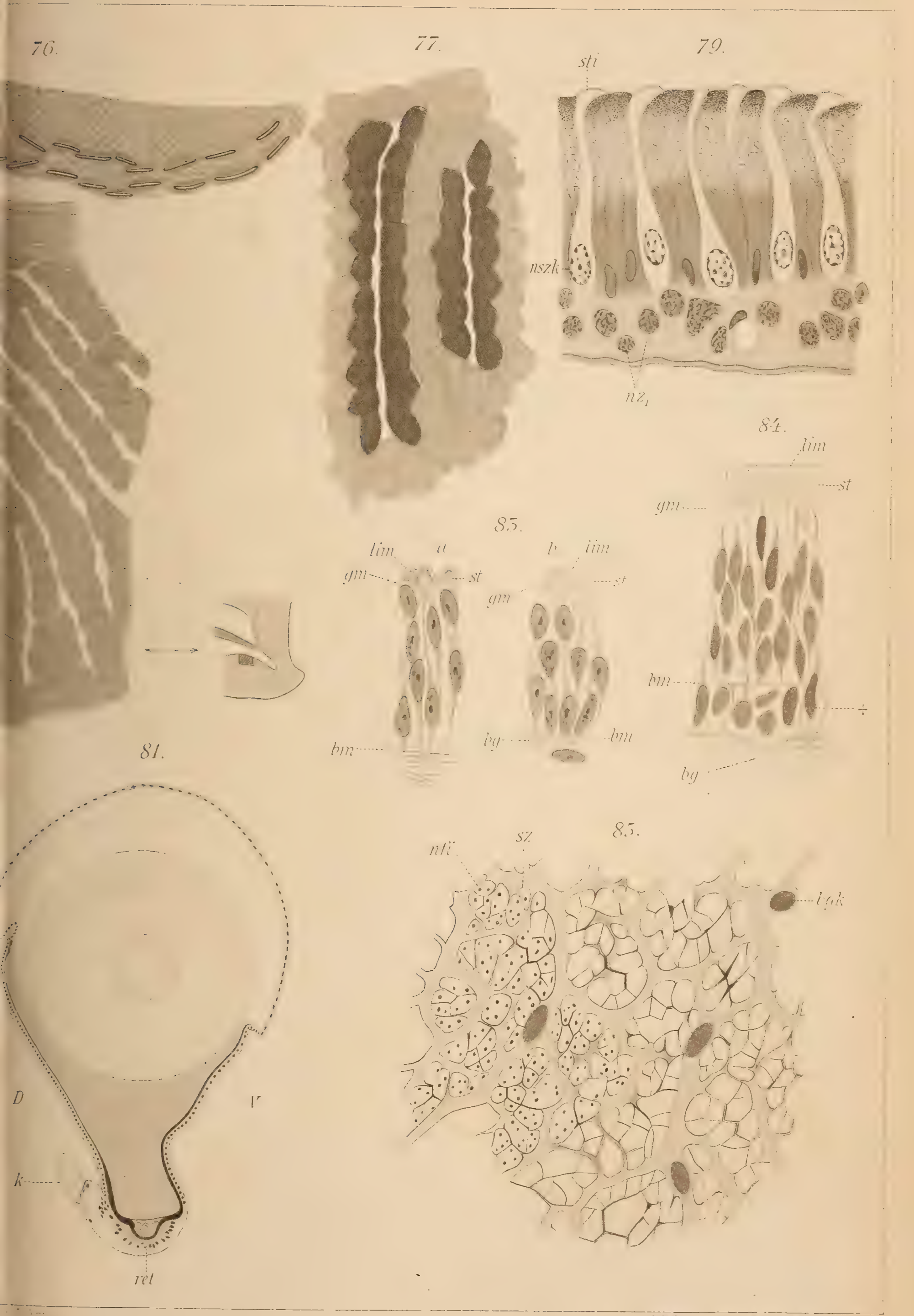
63.
64.
65.
empl
sti
C
R
pk
nz_1
nszk
66.
67.
J
A
J
D
x
r
LXIX
no
no
69.
D
nsz
J
V
ncz



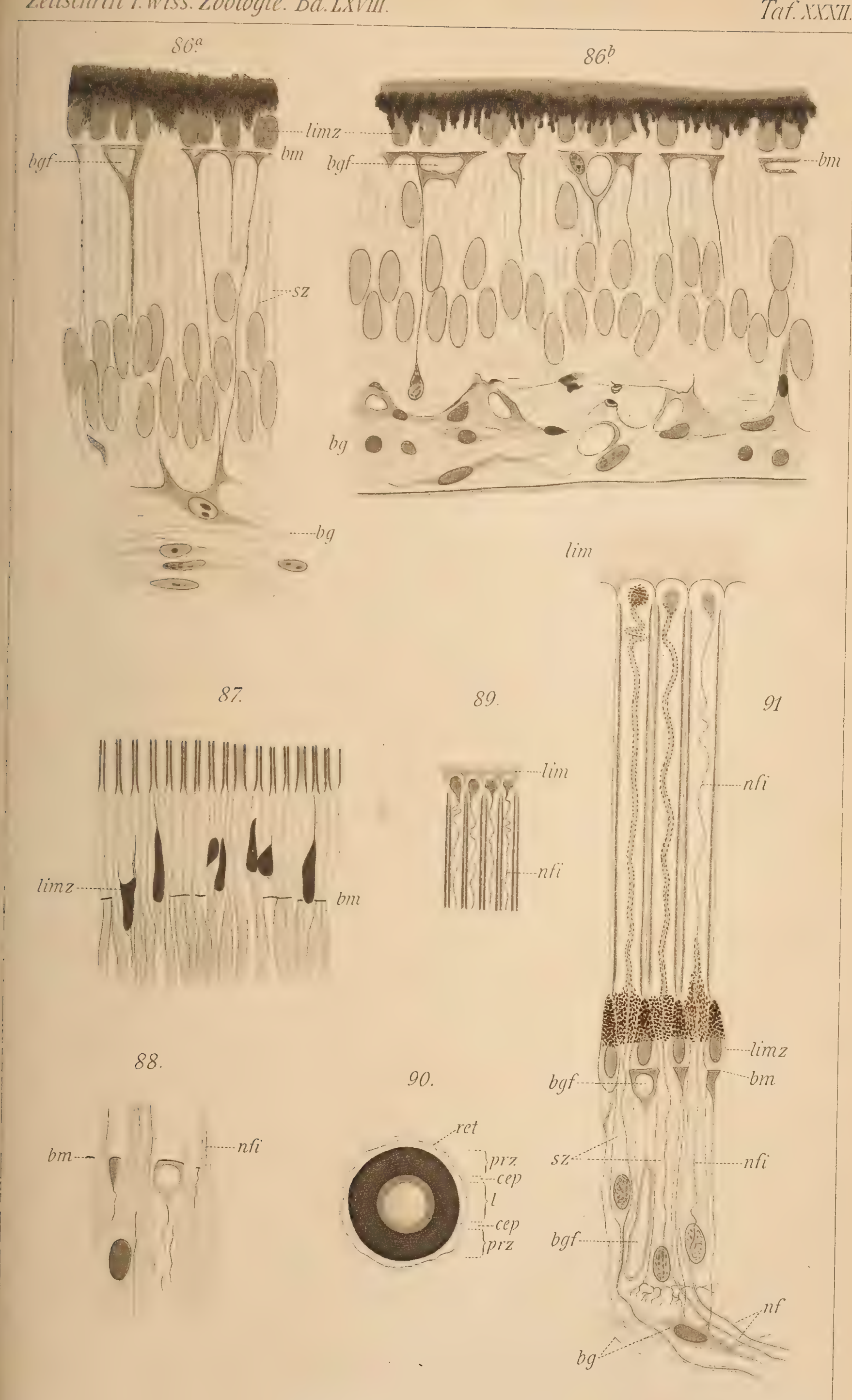
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.


63
64
65
empl
st
R
pk
nz_1
nszk
66
67
68
69
70
71
72
73
74
J
A
D
V
I
u
m
x
y
nsz
nz
ncz
LXIX
LXXII
no
mf
bgk
bmz_1


gm
circf
szk
nz_1
bg
bg
75.
bg
78.
D
$limz_1$
lim
nz_1
4
3
2
1
80.
82.
k
$limz_2$
no
g
gopt

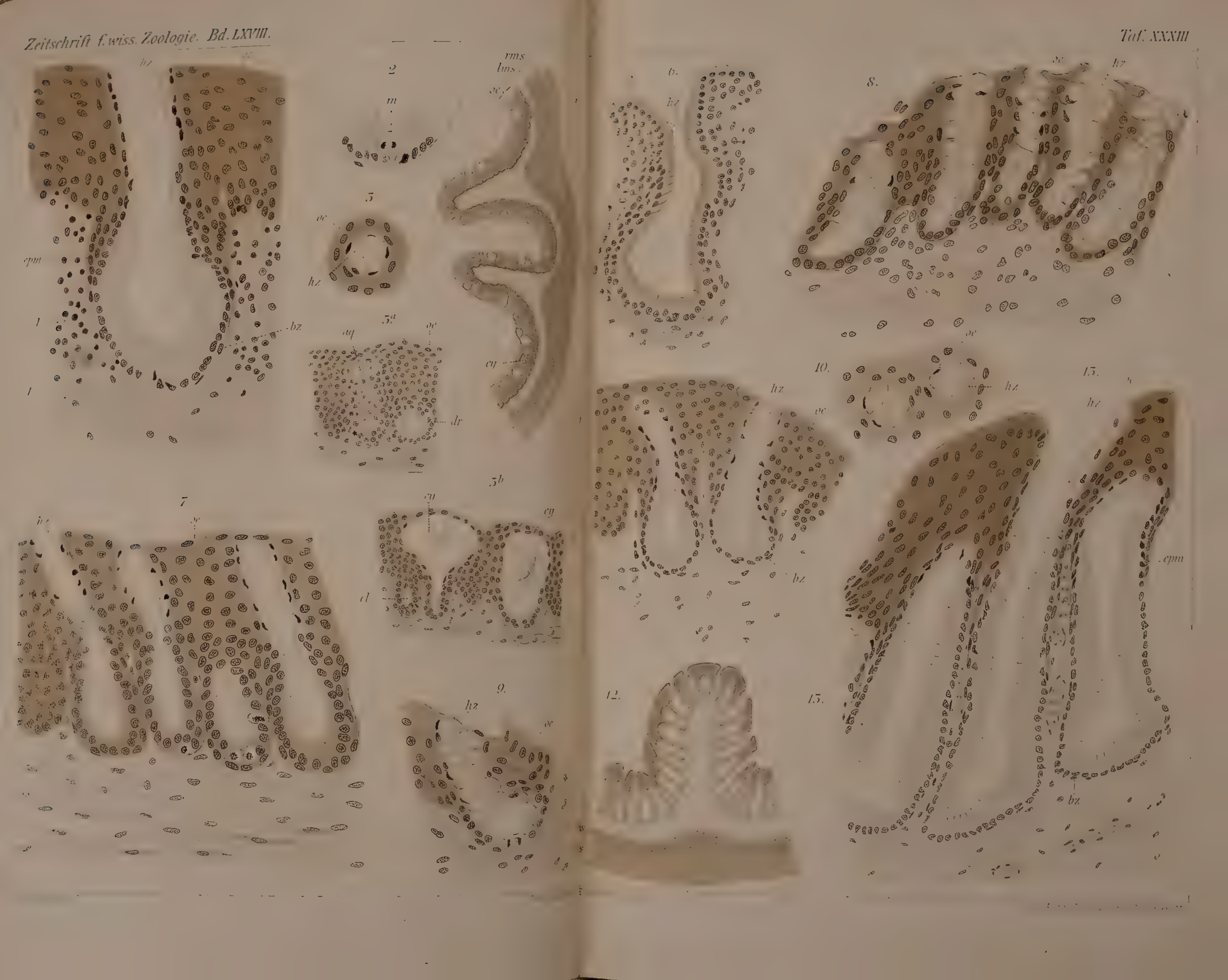

76.
77.
79.
sti
nszk
nz1
84.
lim
st
gm
83.
lim
a
b
gm
st
bm
bg
+
81.
D
V
k
f
ret
85.
nti
sz
igk

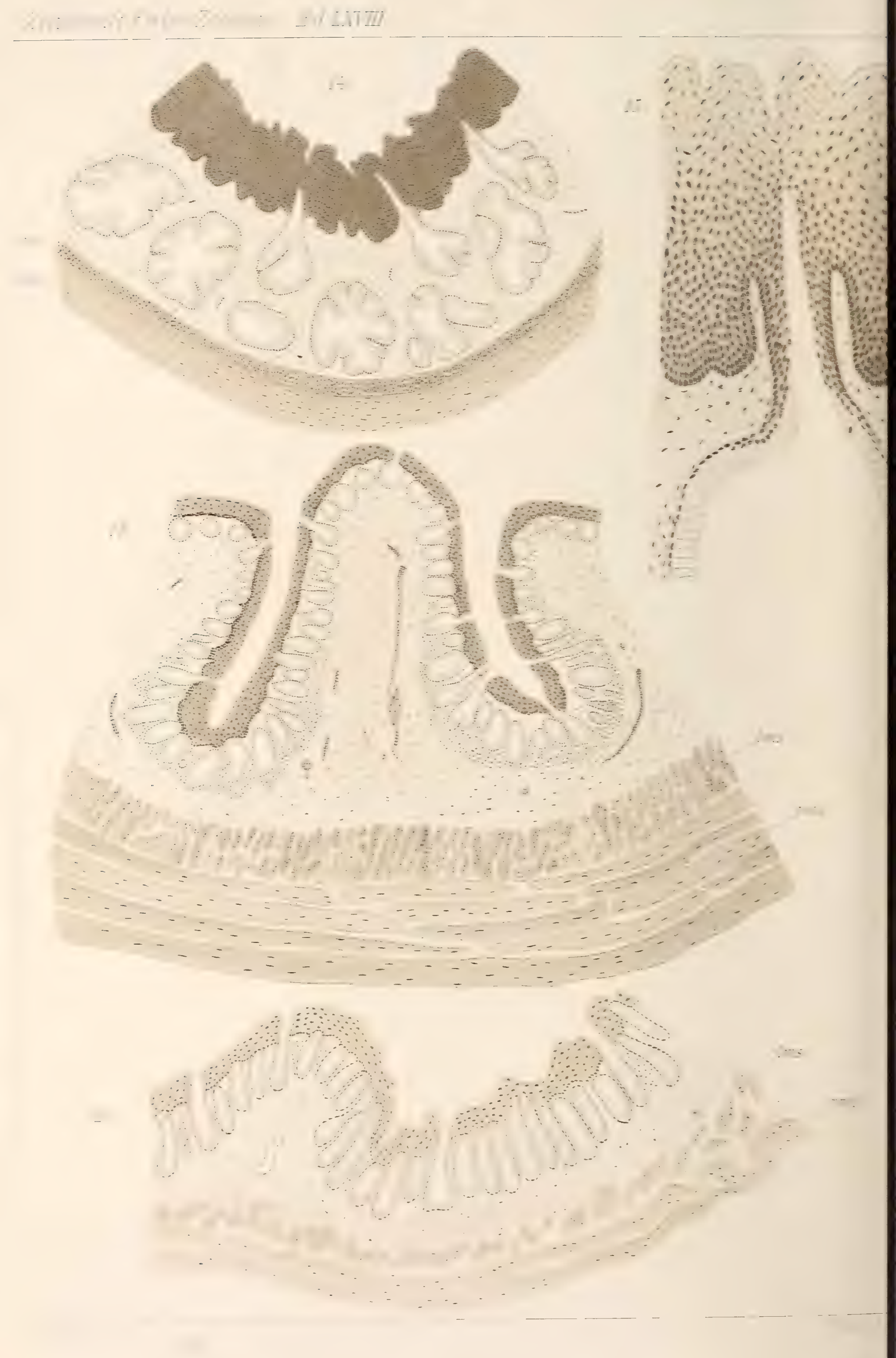
gm
circl
szk
nz,
bg
bg
75.
bg
78.
77
83.
lm
gm
bm
80.
82.
D
nz,
hnz.
lm
k
hnz.
no
gept
81.
v

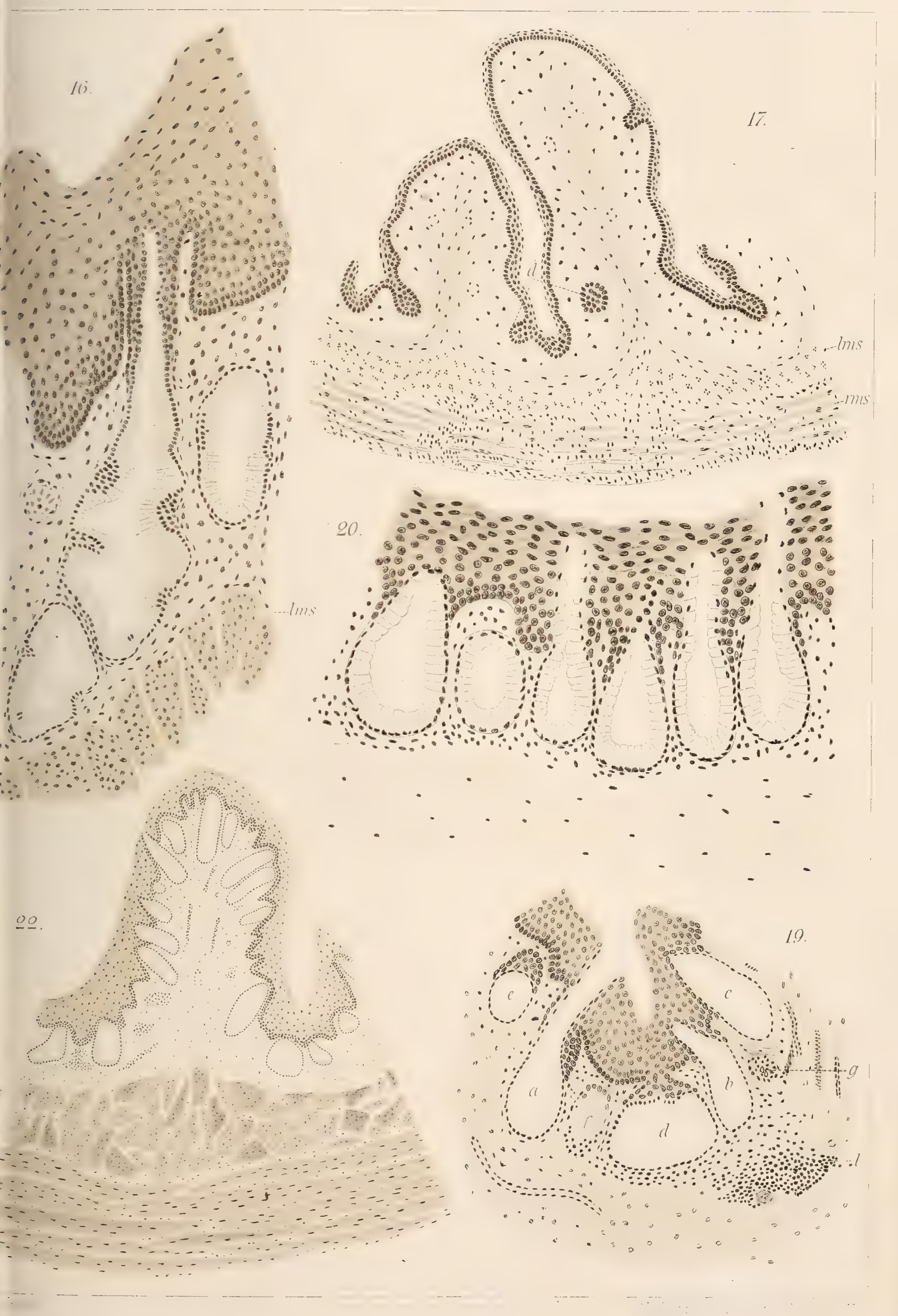

86a
limz
bgf
bm
sz
bg
86b
limz
bgf
bm
bg
lim
87.
limz
bm
89.
lim
nfi
91
nfi
limz
bm
bgf
sz
nfi
bgf
nf
bg
88.
bm
nfi
90.
ret
prz
cep
l
cep
prz


hz
2.
m
rms
3.
hz
5a
dr
5b
7.
hz
9.
hz


6.
hz
8.
hz
10.
hz
15.
hz
bz
13.
hz
bz
cm

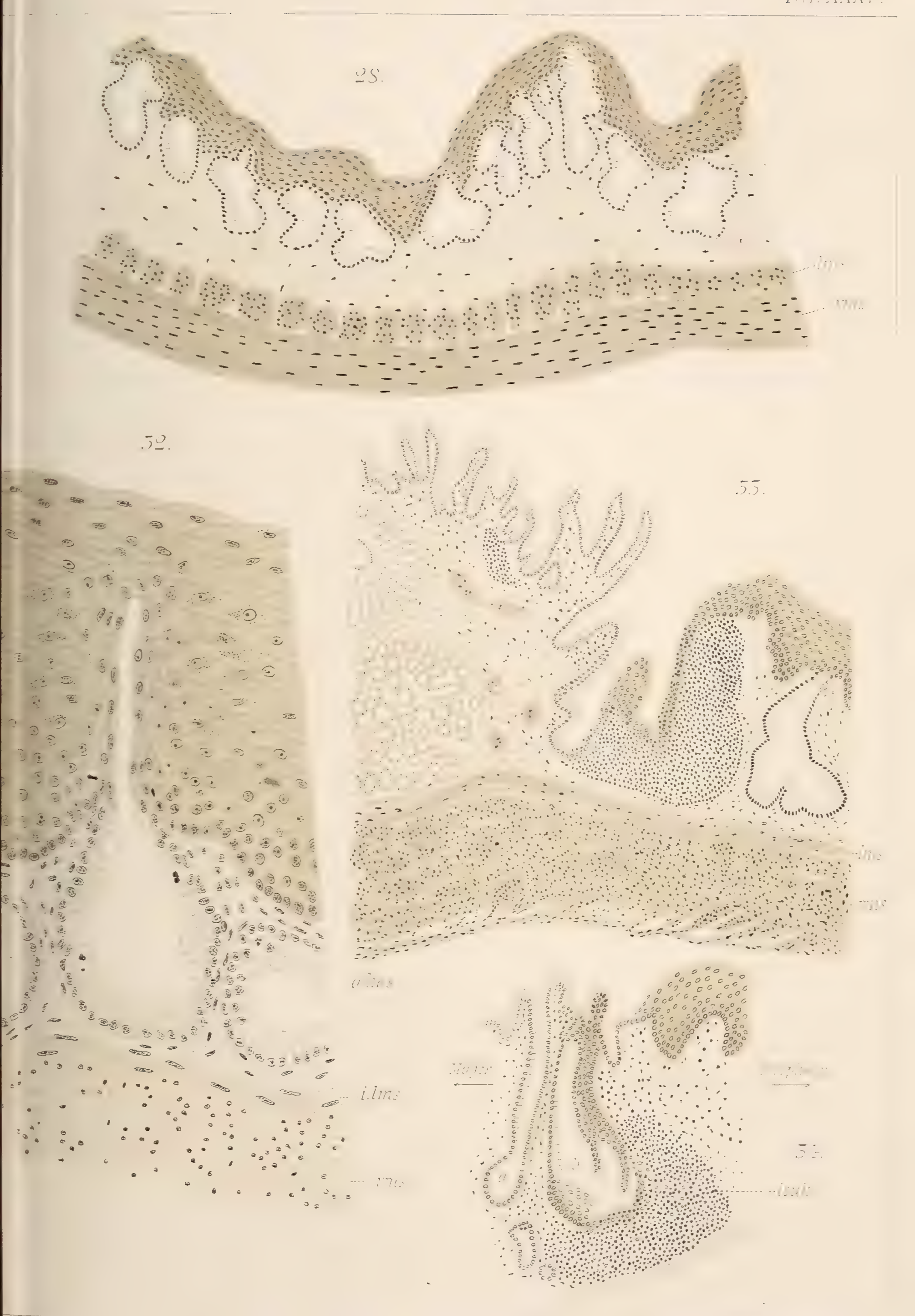

1
2
3
3a
3b
6
7
8
9
10
12
13
15
hz
bz
oe
epm
rms
lms
m
aq
dr
cy
d




16.
17.
d
lms
rms
lms
20.
22.
19.
e
c
a
f
d
b
g
l

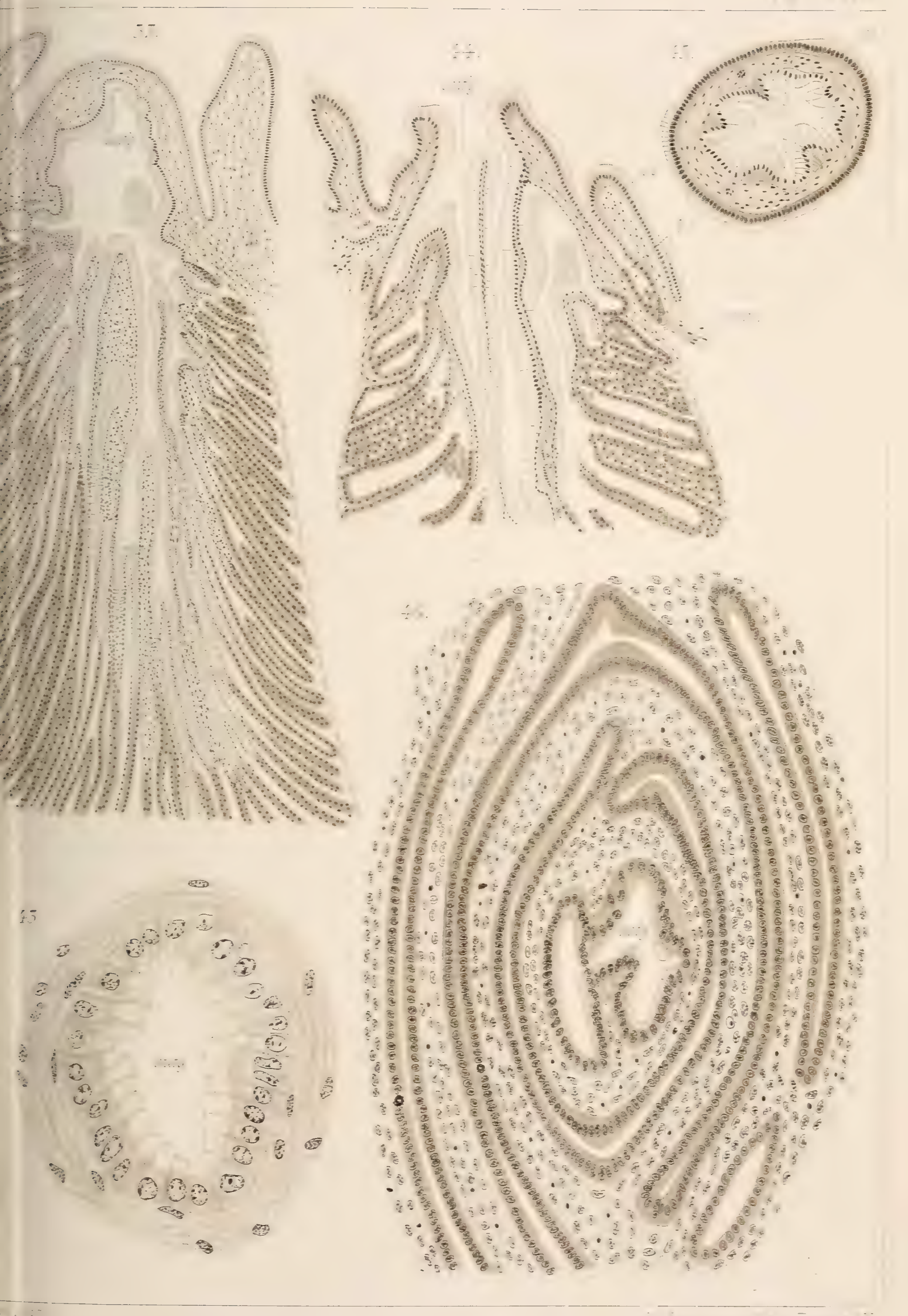


23.
oe
hz
24.
a
b
26.
hz.
oe
27.
29.
l
lms
30.
oe
hz
lms
31.
i.lms
rms
a.lms

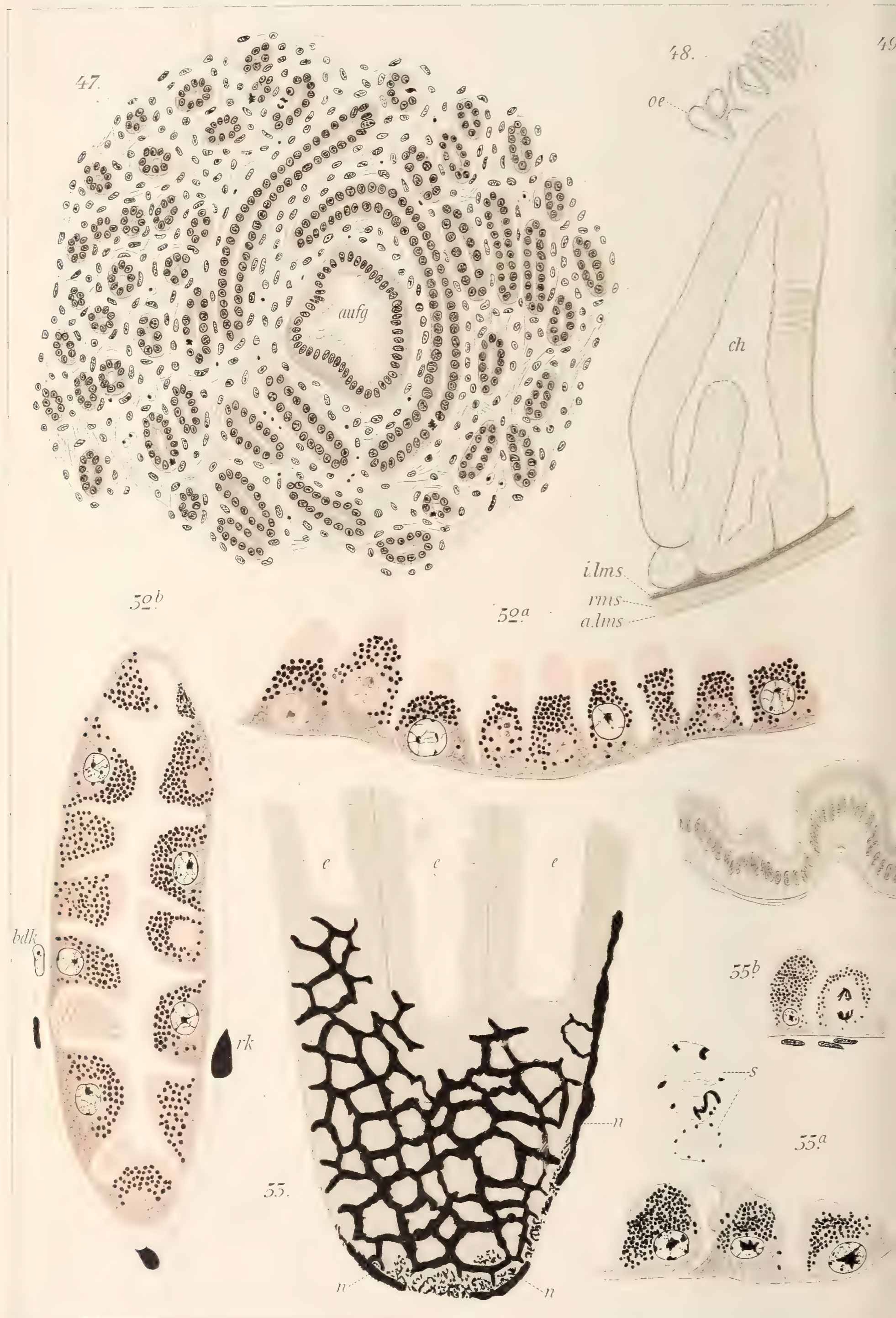

28.
32.
33.
i.lm

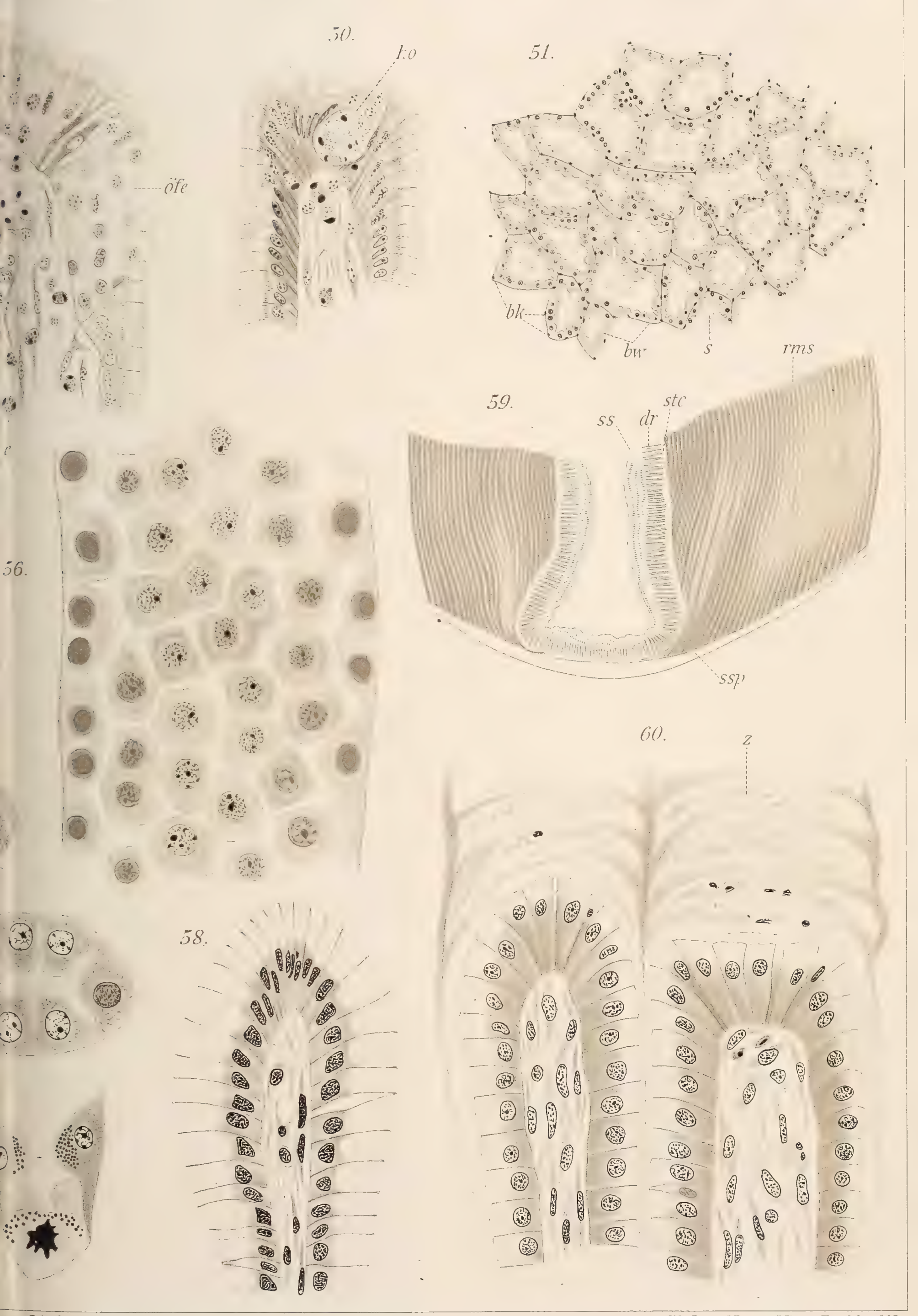
25. hz oe
24. a b
26. hz oe
27.
28.
29. l lms
30. oe hz lms
31. i lms rms
32. a lms i lms rms
33. lm

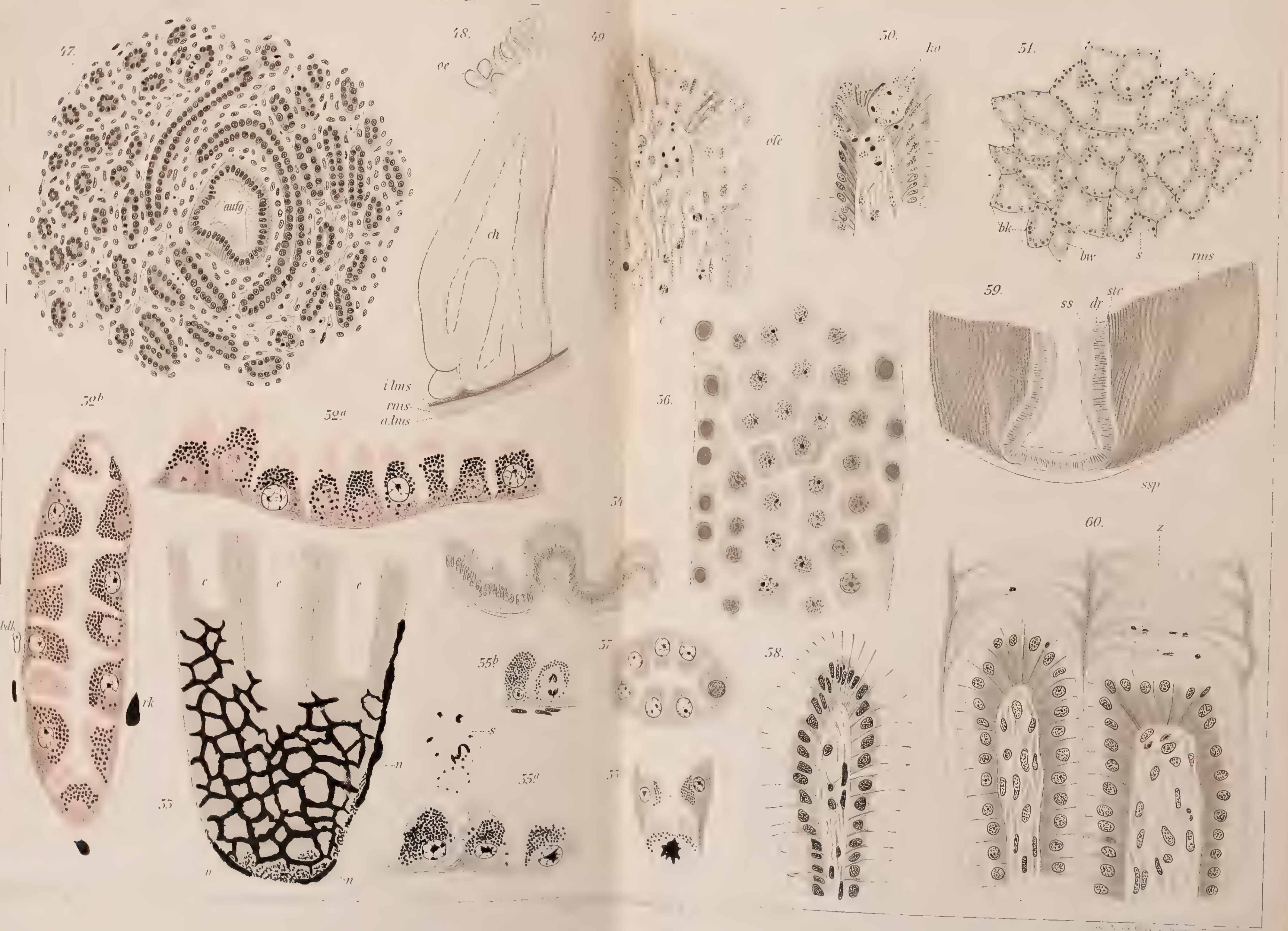

55.
Magen
dr
lmis
56.
bl
aufg
ch
58.
Aufg.
a
b
39.
40.
41.

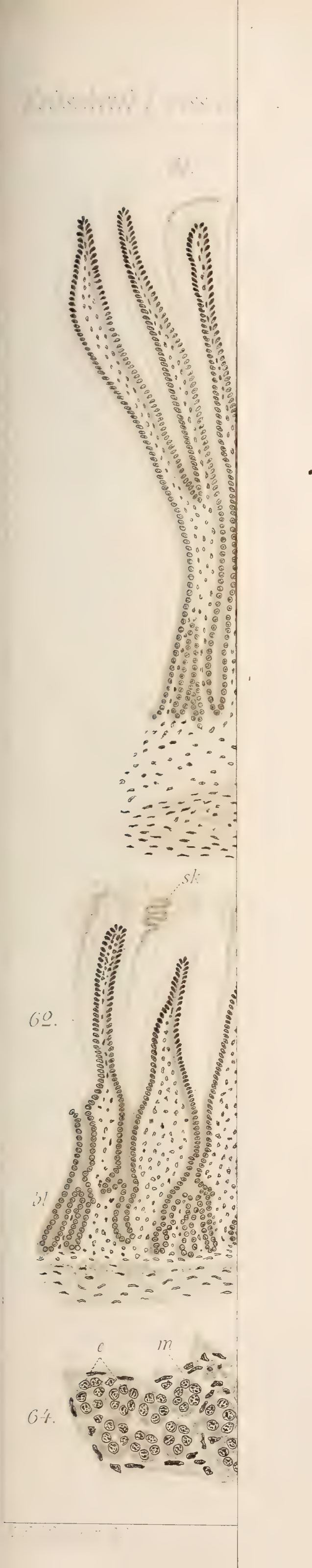


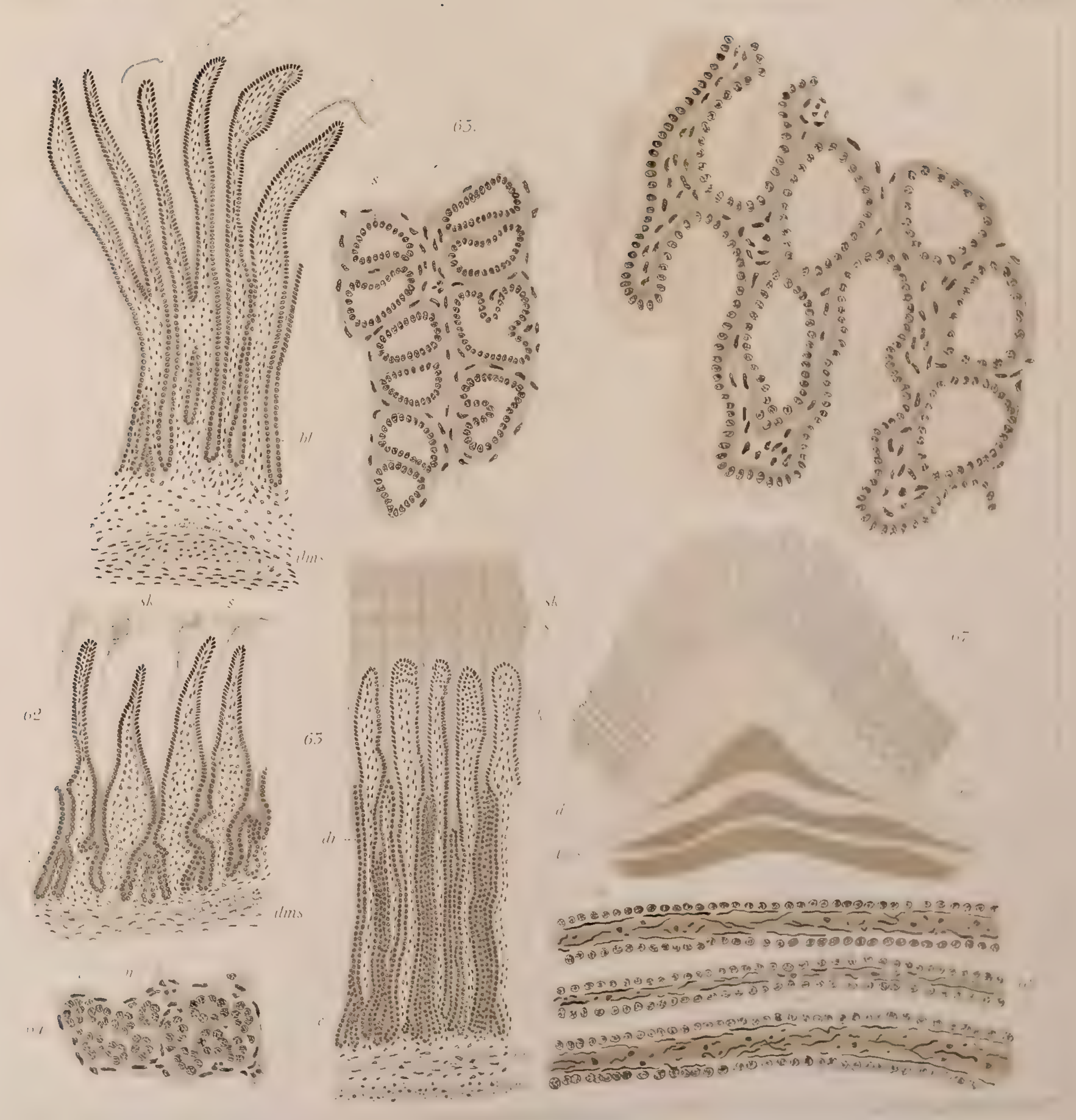
35.
Magen
b
lms
36.
bl
aufg
mg
ch
37.
aufg
44.
aufg
ve
b
mm
45.
46.
aufg
38.
Aufg
a
b
39.
40.
41.
42.
43.
aufg

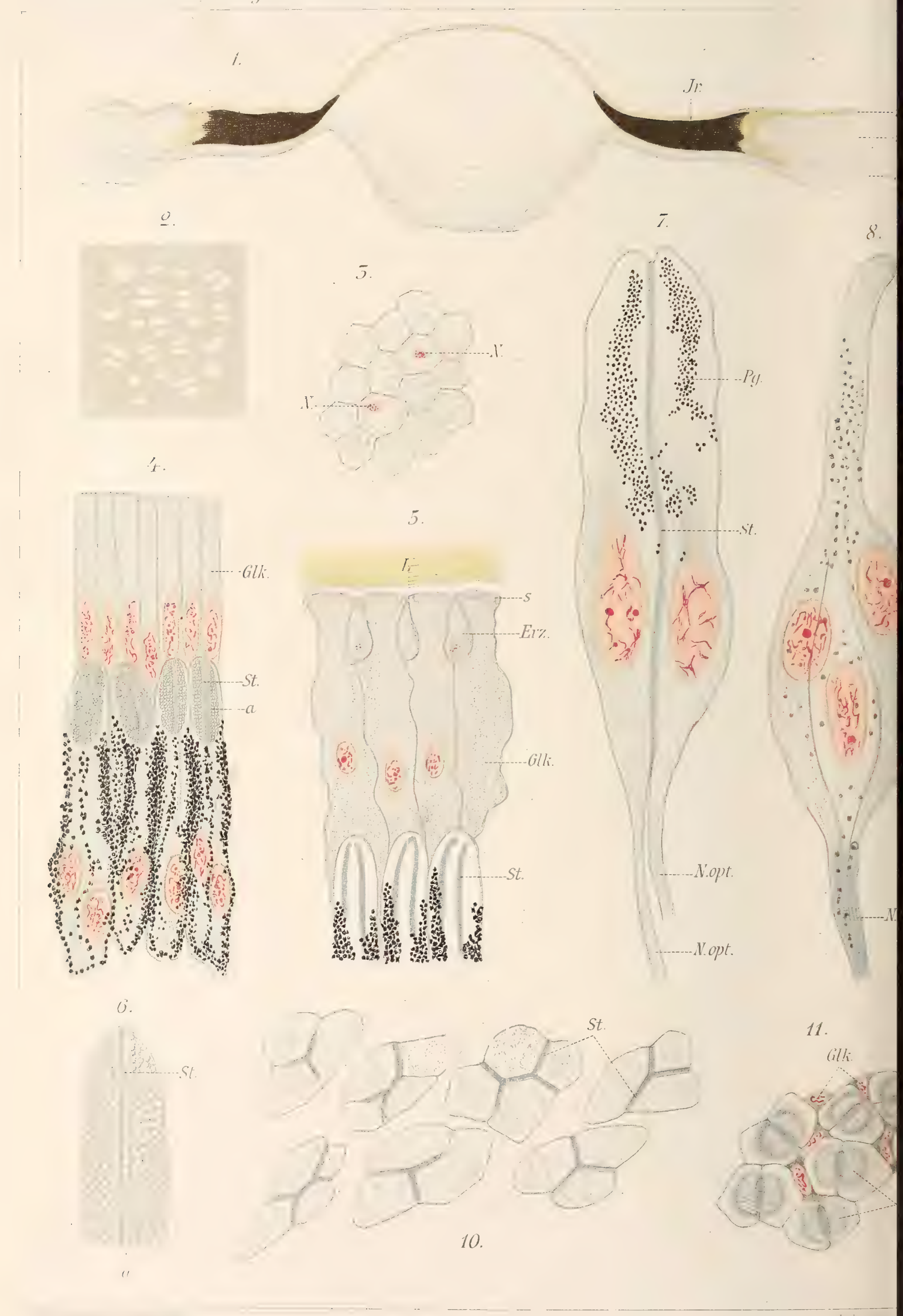

47.
aufg
48.
49
oe
ch
i.lms
rms
a.lms
52^b
52^a
e
e
e
bdk
rk
n
53.
n
n
55^b
s
55^a


50.
ko
öfe
51.
bk
bw
s
rms
59.
ss
dr
stc
ssp
56.
58.
60.
z


47.
aufg
48.
oe
ch
i lms
rms
a.lms
49
ofe
50.
ko
51.
bk
bw
s
rms
52b
52a
bdk
rk
c
c
c
53
n
n
n
54
55b
55a
s
56.
57
58.
59.
ss
dr
stc
ssp
60.
z

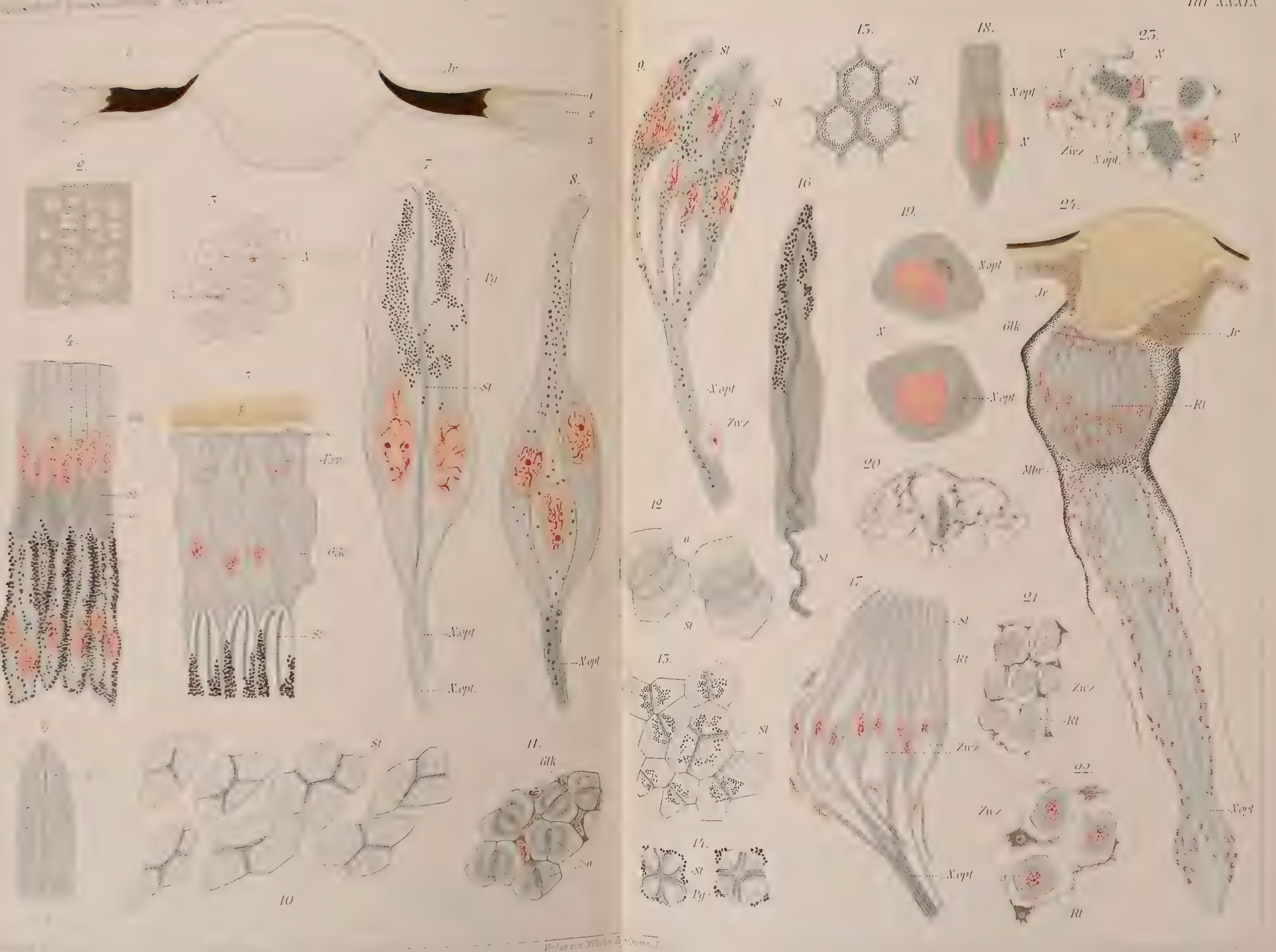

sk
62.
bl
c
m
64.

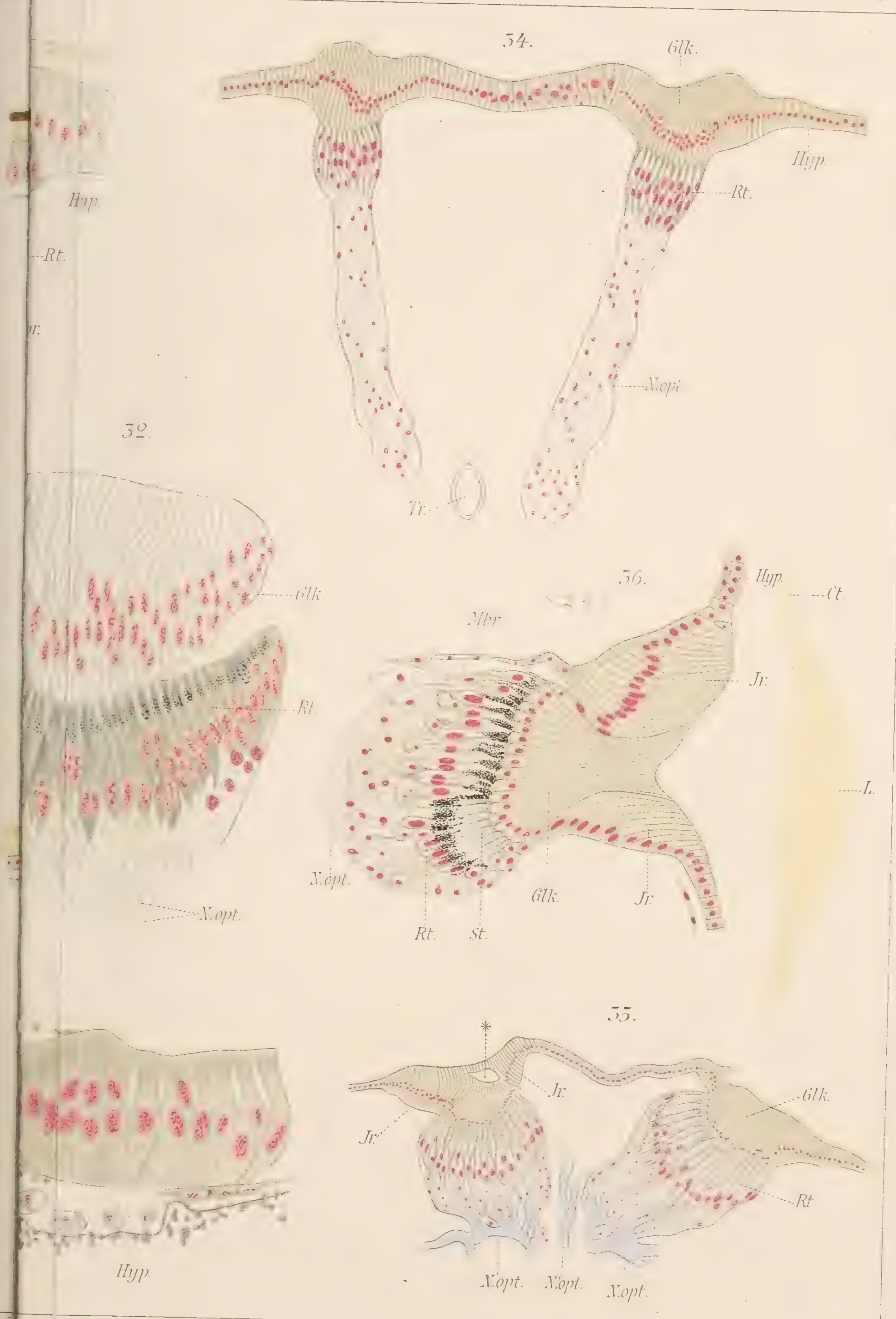

63.
s
bl
dms
sk
s
62
63
dms
di
c
d


1.
Jr.
2.
3.
N.
N.
4.
Glk.
St.
a
5.
L
s
Erz.
Glk.
St.
6.
St.
7.
Pg.
St.
N.opt.
N.opt.
8.
10.
St.
11.
Glk.

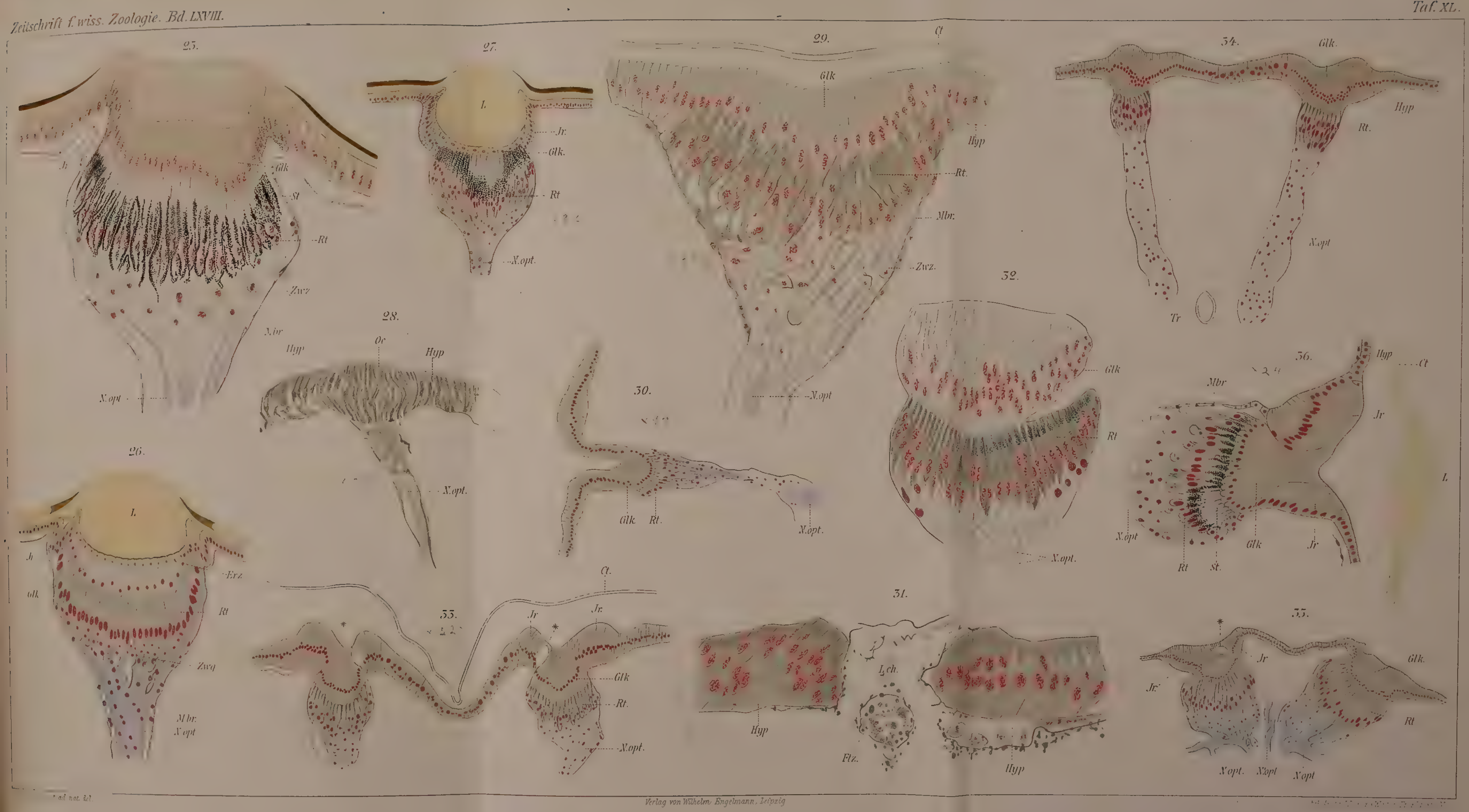


Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt

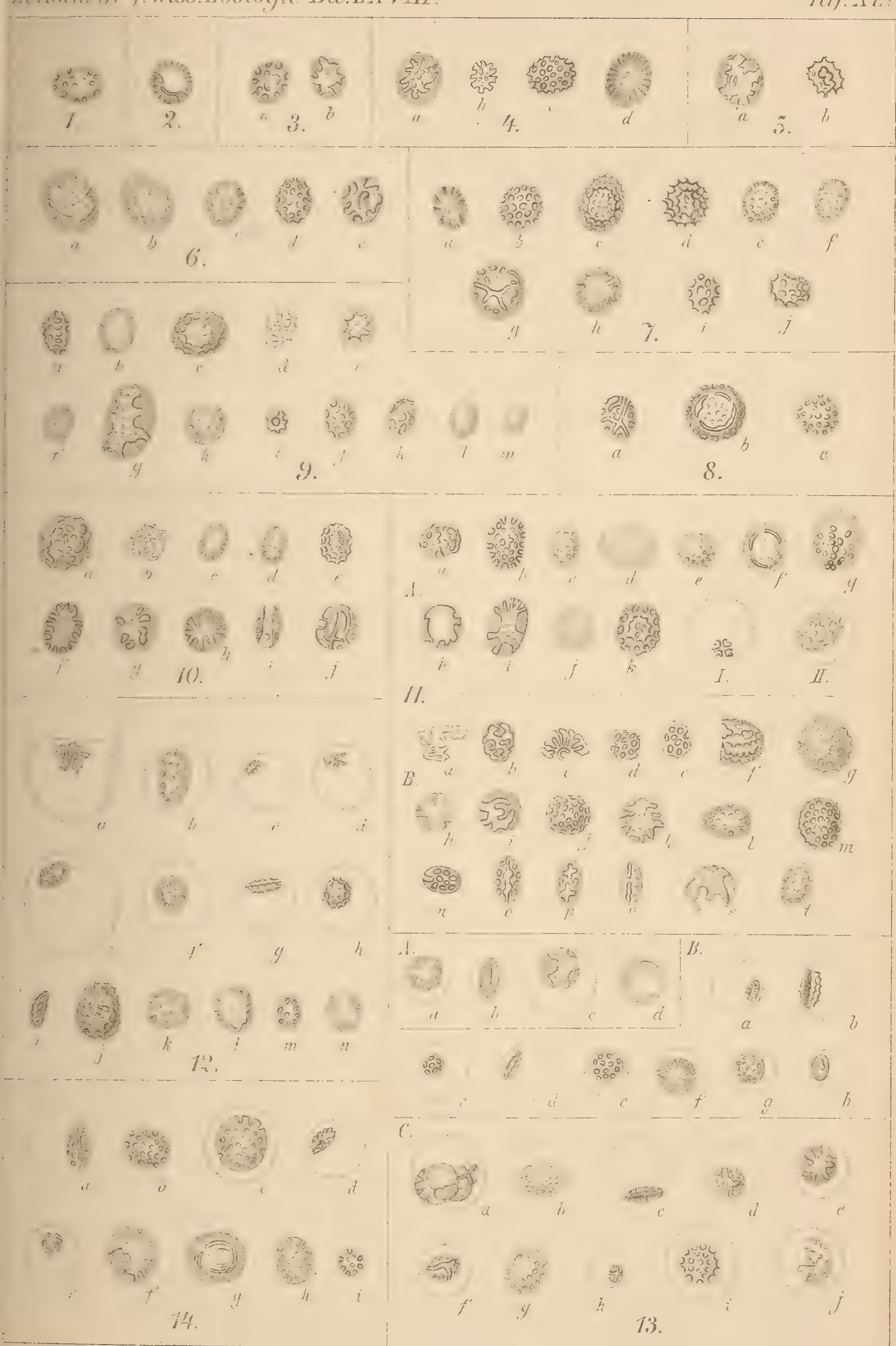

Jr
Pg
St
Glk
Zwz
N
N opt
Rt
Mbr
Na
Verlag von Wilhelm Engelmann, L



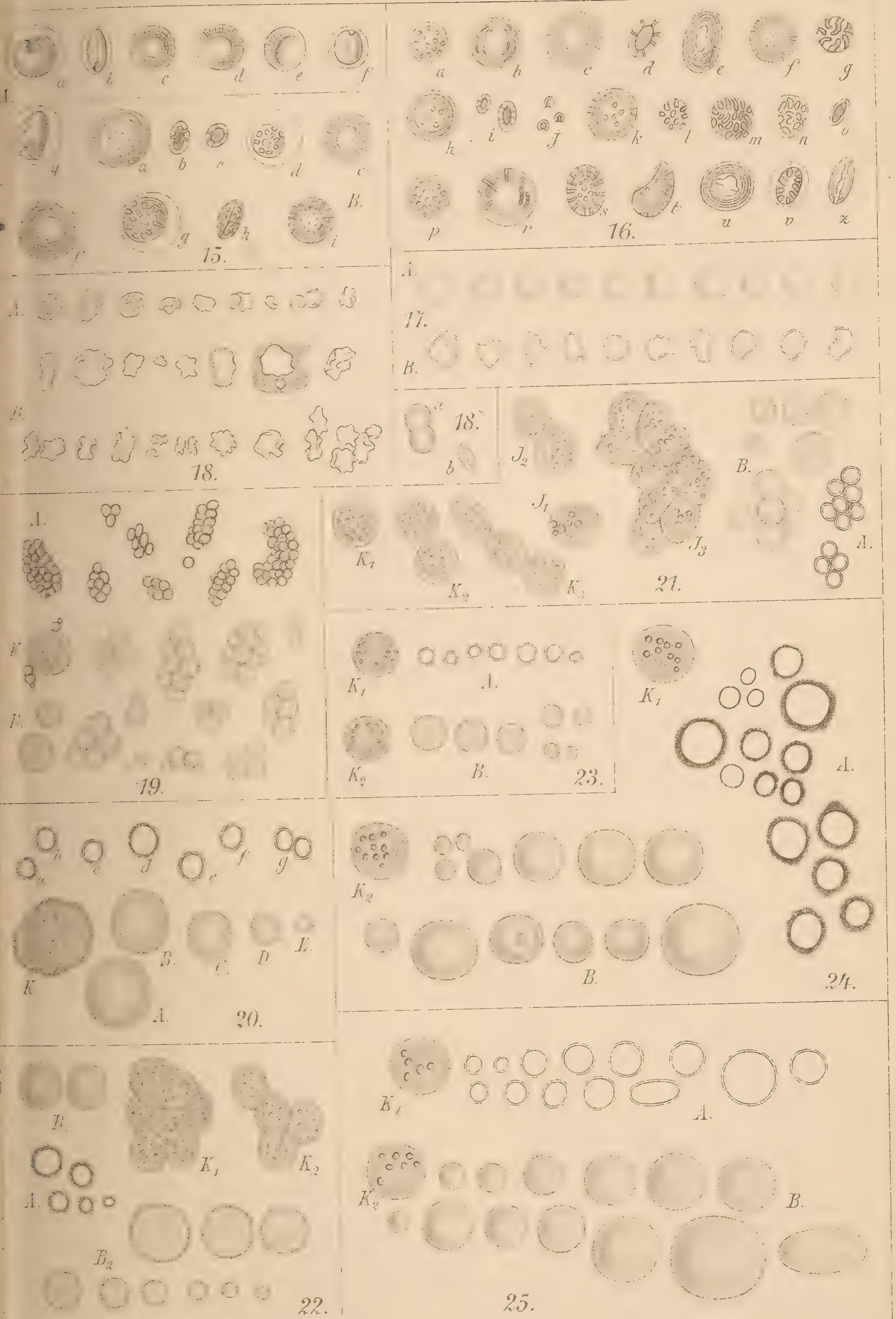
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig



Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig. Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig. Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und Albert v. Kölliker

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

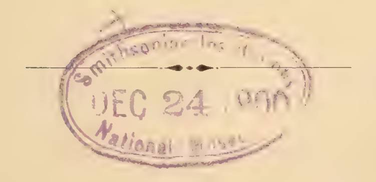
Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Achtundsechzigster Band

Viertes Heft

Mit 10 Tafeln und 18 Figuren im Text.



LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1900.

Inhalt.

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschüben und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Holzschnitt bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung **Wilhelm Engelmann.** Die Herausgeber **v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge gratis. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Vorraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und Albert v. Kölliker

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Achtundsechzigster Band

Erstes Heft

Mit 10 Tafeln und 3 Figuren im Text.

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1900.

Inhalt.

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschüben und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Holzschnitt bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung — Die Herausgeber

Wilhelm Engelmann. — **v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge gratis. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker
Professor a. d. Universität zu Würzburg

und

Ernst Ehlers
Professor a. d. Universität zu Göttingen

Achtundsechzigster Band

Zweites Heft

Mit 12 Tafeln.

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1900.

Ausgegeben den 16. October 1900.

Inhalt.

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschüben und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Holzschnitt bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung **Wilhelm Engelmann.** — Die Herausgeber **v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge gratis. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Vorraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker
Professor a. d. Universität zu Würzburg

und

Ernst Ehlers
Professor a. d. Universität zu Göttingen

Achtundsechzigster Band

Drittes Heft

Mit 10 Tafeln und 6 Figuren im Text.

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1900.

Inhalt.

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschüben und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Holzschnitt bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung
Wilhelm Engelmann.

Die Herausgeber
v. Kölliker. Ehlers.

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge gratis. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Vorraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**